BIBLIOTHEEK
LEESMUSEUM
AMSTERDAM.
FD. Gen B.
№ 1009

Beiträge zur Lehre

von den

Functionen der Nervencentren

des Frosches

von

Dr. FRIEDRICH GOLTZ,
ausserord. Professor zu Königsberg in Pr.

Mit 8 Holzschnitten.

Berlin, 1869.
Verlag von August Hirschwald.
Unter den Linden No. 68.

LEESMUSEUM
AMSTERDAM.

22500818372

F·C·KOSTER·BOEKBINDER·
AMSTERDAM

Med
K6047

Beiträge zur Lehre

von den

1009

Functionen der Nervencentren

des Frosches

von

Dr. FRIEDRICH GOLTZ,
ausserord. Professor zu Königsberg in Pr.

Mit 8 Holzschnitten.

Berlin, 1869.
Verlag von August Hirschwald.
Unter den Linden No. 68.

FROGS; Physiology, Texts: 19 cent

WELLCOME HISTORICAL MEDICAL LIBRARY

314687

GM 1364

11285 762

WELLCOME INSTITUTE LIBRARY
Coll. welMOmec
Call No. QL

Seinem verehrten Freunde und Collegen

Herrn Professor

AUGUST MUELLER

zu Königsberg in Pr.

in Dankbarkeit

gewidmet.

Inhalt.

		Seite
I.	Ueber reflectorische Erregung der Stimme des Frosches . . .	1
II	Zur Physiologie der Begattung des Frosches	20
III.	Zur Lehre von der Hemmung der Reflexerscheinungen	39
IV.	Ueber den Sitz der Seele des Frosches, nebst Untersuchungen über das Centrum der Erhaltung des Gleichgewichts und das Centrum der Fortbewegung	52

I.

Ueber reflectorische Erregung der Stimme des Frosches*).

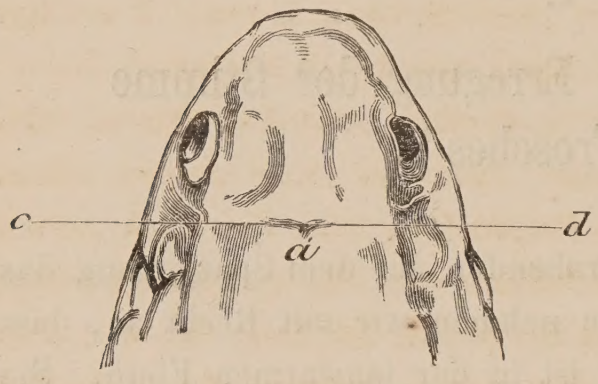
Wenn wir an schönen Sommerabenden auf dem Spaziergang das Gequak der Frösche hören, so nehmen wir mit Recht an, dass es den Sumpfbewohnern wohl ist in der lauwarmen Fluth. Sie scheinen ihrem Behagen gegenseitig Ausdruck zu geben, indem sie ihre Stimme ertönen lassen. Werden sie gestört, indem man z. B. einen Stein in's Wasser wirft, so schweigt der Chor. Aber kaum wird einer sich wieder sicher fühlend laut, so folgt alsbald die übrige Gesellschaft von Neuem. Es war mir überraschend, als ich fand, dass man genau dasselbe Quaken, wie es hier der Ausdruck des Behagens scheint, willkürlich und beliebig oft bei dem einzelnen Thiere durch einen einfachen Versuch hervorlocken kann. Auf welche Weise ich zu diesem Versuch gelangt bin, will ich später angeben. Zunächst beschreibe ich das Verfahren so, wie es sich empfiehlt, wenn der Versuch möglichst oft und glatt gelingen soll. Der operative vorbereitende Eingriff besteht darin, dass man bei dem Thiere den Zusammenhang zwischen dem Grosshirn und dem übrigen Gehirn trennt. Man erreicht diesen Zweck auf möglichst unblutigem Wege, wenn man Haut und Schädeldach an richtiger Stelle durchbohrt und durch die so geschaffene kleine Oeffnung eingehend das Gehirn in der Tiefe durchschneidet.

---

*) Zuerst mitgetheilt auf der 40. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Hannover am 19. Sept. 1865. Vergl. den amtlichen Bericht oder Centralblatt für die medic. Wissensch. 1865. No. 45

Den passenden Einstichspunkt findet man, wenn man die Mitte *a* einer Linie *cd* wählt, welche, quer über den Schädel gezogen, den vorderen Umfang beider Trommelfelle berührt. Ich benutze zur Durchbohrung ein spitzes, schmales, kleines Messerchen, dessen Spitze senkrecht so aufgesetzt wird, dass die Fläche der Messerklinge mit der Richtung der angegebenen Berührungslinie zusammenfällt. Man merkt an der Verringerung des Widerstandes, mit dem das Messer vordringt, den Zeitpunkt, an dem man den Knochen durchbohrt hat. Vorsichtig weiter in die Tiefe stossend dringt man, das Gehirn durchtrennend, bis auf den Schädelgrund. Dann durchschneidet man die seitlichen Theile des Gehirns, indem man das Heft des Messers so bewegt, dass der Knochenrand des Schädeldaches als Unterstützungspuukt für die Klinge dient. Nachdem die eine Hälfte des Hirns auf solche Weise durchtrennt ist, zieht man das Messer heraus und führt es mit umgekehrter Richtung der Schneide abermals ein, um auch die andere Hälfte zu durchschneiden. Noch einfacher verfährt man, wenn man mit dem starken Messerchen nur gerade das Schädeldach durchbohrt und dann zur queren Durchschneidung des Gehirns eine kleine zweischneidige Lanze einführt. Die Blutung, welche bei der Operation eintritt, ist ganz geringfügig. Hat man die richtige Stelle getroffen, so verhält sich das Thier nach der Operation genau so wie ein Frosch, dem man die grossen Halbkugeln des Gehirns vollständig ausgerottet hat. Es sitzt ruhig und regelmässig athmend da und verlässt in der Regel nur dann seinen Standort, wenn es gereizt wird. Die Wunde verheilt in wenigen Tagen vollständig, so dass sich das Thier dann dem Anschein nach gar nicht mehr von einem ganz unversehrten Frosch unterscheidet. Bei künstlicher Fütterung kann man einen

Fig. 1.



solchen Frosch sehr lange am Leben erhalten. Er giebt nie von selbst einen Laut von sich, mögen ihm seine mit ihm eingesperrten, nicht operirten Genossen noch so einladend vorquaken. Aber es bedarf nur eines kleinen Handgriffs, um das stumme Geschöpf zum Quaken zu bringen. Streicht man dem Thier nämlich mit dem befeuchteten Finger über die Haut des Rückens, so lässt es sogleich seine Stimme hören. Der Laut, den der Frosch dann ertönen lässt, gleicht genau jenem abendlichen freiwilligen Gequak der in Freiheit lebenden Thiere. Man wird daher verführt anzunehmen, dass das Thier bei Streichung des Rückens eine angenehme Empfindung hat, der es Ausdruck giebt, indem es quakt. Am leichtesten wird das Quaken ausgelöst, wenn man sanft über diejenige Stelle des Rückens mit den Fingern hinfährt, die zwischen den Armen gelegen ist. Weniger leicht gelingt der Versuch, wenn man die Haut der Kreuzgegend streicht. Das Quaken bleibt vollständig aus, wenn man die Haut der Extremitäten oder die des Bauches oder des Kopfes in ähnlicher Weise erregt. Drückt man das Thier seitlich mässig zusammen, so quakt es meistens auch, weil hierbei eine Dehnung der Rückenhaut immer mit vor sich geht. Sehr empfindliche Exemplare quaken selbst dann schon, wenn man die Haut des Oberschenkels nach abwärts streicht, da auch dies Verfahren wegen des natürlichen Zusammenhanges der gesammten Hautbedeckung immer eine, wenn auch geringfügige mechanische Erregung der Rückenhaut mit sich führt. Mehrmals beobachtete ich, dass das Thier quakte, wenn Wassertropfen auf die Rückenhaut herabfielen.

Hier sei noch folgender Versuch erwähnt:

Als ich gelegentlich prüfen wollte, was aus einem Froschherzen wird, wenn man dasselbe in den Lymphsack eines anderen Thieres bringt, machte ich einem Frosch, dem ich einige Tage zuvor das Grosshirn abgeschnitten hatte, eine Wunde in der Rückenhaut. Um die Wunde zur Einführung des Herzens klaffend zu machen, ging ich mit einer Pincette ein. Jedesmal nun, wenn ich mit Hülfe dieser die Wundränder von einander zog,

quakte das Thier. Was den übrigen Verlauf des Falles anlangt, so war das Ergebniss ohne Interesse. Das Herz schlug mehrere Stunden in dem Lymphsack fort. Dann stand es für immer still. Die Wunde verheilte, und das Herz blieb unter der Haut als Geschwulst sichtbar. Nach einigen Monaten entstand ein Abscess, der aufbrach, worauf der Rest des überpflanzten Herzens ausgestossen wurde. —

Gewöhnlich quakt das Thier bei jeder Erregung nur einmal. Bei sehr empfindlichen Thieren, wie man sie nicht selten trifft, genügt die leiseste Berührung der Rückenhaut zwischen den Armen, um ein kräftiges Quaken hervorzulocken. Solche Thiere quaken, wenn sie derber berührt werden, nach einmaliger Erregung wohl auch mehrmals. Dann ist die Stimme bei dem zweiten nachklingenden Ruf immer schwächer als das erste Mal. Der Versuch gelingt bei beiden Geschlechtern. Bei Weibchen macht er sich weniger gut, weil diese naturgemäss ein schwächeres Organ haben. Wählt man ein starkes gesundes Männchen, so schallt dessen Stimme sehr laut, da es bei jedem Quaken die Kehlblasen hervortreibt. Ich kenne kaum einen physiologischen Versuch, der so regelmässig und sicher glückte, wie dieser Quakversuch. Da das Thier bei jeder leisen Berührung nur einmal quakt, so kann sich der Experimentator anheischig machen, das Versuchsthier nach Commando beliebig oft sprechen zu lassen. Als ich über diesen Gegenstand auf der Naturforscher-Versammlung zu Hannover im Jahre 1865 einen Vortrag hielt, hatte ich mehrere, einige Monate vorher operirte Frösche, die ich aus Königsberg mitgebracht hatte, zur Demonstration auf den Tisch gesetzt. Ich forderte im Verlauf der Sitzung den Vorsitzenden Hrn. v. Wittich auf, anzugeben, wie oft jedes der stumm und ruhig dasitzenden Thiere quaken solle. Die Antwort lautete: „fünfmal“, und jeder der vorgestellten Frösche quakte, zur Heiterkeit der Anwesenden, fünfmal berührt genau fünfmal, worauf Alle wieder in Schweigen versanken.

Wie angegeben, kann man das Quaken nur von der Rückenhaut aus hervorlocken und zwar durch jene eigenthümliche mecha-

nische Erregung, wie sie leichte Berührung und Druck oder Streichen der Haut mit sich bringt. Selbstverständlich kann man statt der Finger jeden beliebigen anderen glatten abgerundeten Körper zur Erregung der Haut benutzen. Aber nicht jede Form der mechanischen Erregung ist geeignet, das Quaken zu bewirken. Wenn ich dem Thier mit einem spitzen Werkzeug auf den Rücken drücke oder kratze, so macht es Abwehrungsbewegungen, schreit aber nicht. Ebensowenig vermag chemische Reizung das Quaken auszulösen. Bepinsele ich den Rücken des Thieres mit verdünnter Essigsäure, so macht der Frosch die bekannten Wischbewegungen, giebt aber keinen Laut von sich. Auch elektrische Erregung der Rückenhaut erweist sich als wirkungslos. Das Thier schleudert die Elektroden fort, ohne zu schreien. Also nur eine ganz bestimmte Form der mechanischen Reizung löst das Quaken aus, nämlich Druck oder Streichen der Rückenhaut mit einem Körper, der eine glatte Oberfläche hat. Man kann nun verschiedene Abänderungen des Quakversuches ausführen, bei denen allen dieser Bedingung genügt wird. Legt man das Thier auf den Rücken, so wird es wiederholt quaken, weil die Rückenhaut dabei gedrückt wird. Legt man zwei Frösche mit den Rückenflächen gegeneinander, so quaken beide, weil beider Rückenhaut hierbei in erforderlicher Weise gereizt wird.

An dieser Stelle mögen noch wenige Worte über einige andere Beobachtungen Platz finden. Uebt man einen dauernden Druck auf den Rücken eines des Grosshirn beraubten Frosches aus, beschwert man z. B. das Thier mit einem nicht all zu schweren Körper, so quakt es eine ganze Weile fort, bis es sich beruhigt. Nimmt man ihm jetzt, nachdem es eine Zeitlang geschwiegen, die Last ab, so quakt es in der Regel noch einmal auf. Die Entfernung eines gewohnt gewordenen Reizes wirkt wie ein neuer Reiz.

Der Quakversuch gelingt auch, wenn man das Thier unter Wasser bringt. Der Frosch verliert dabei keine Luft. Während des Quakens treibt er nämlich die Luft aus den Lungen in die

Mundhöhle. Dasselbe Luftquantum wird aber während der Pause sofort in die Lungen zurückgepresst, und kann so beliebig oft den Weg von der Lunge zur Mundhöhle und umgekehrt zurücklegen.

Die meisten Versuche habe ich an Wasserfröschen (Rana esculenta) angestellt. Das Reflexquaken lässt sich indess auch bei Landfröschen (Rana temporaria) beobachten. Wahrscheinlich wird der Versuch auch bei anderen Fröschen, z. B. beim Ochsenfrosch glücken.

Begreiflicher Weise kommt es nicht darauf an, auf welchem Wege man die Trennung des Grosshirns vom anderen Hirn vornimmt. Der Quakversuch gelingt ebenso bei Thieren, denen man das ganze Schädeldach fortnimmt und hierauf das Grosshirn vollständig herausschneidet. Er versagt selbst dann nicht, wenn man statt das Hirn allein zu durchtrennen, den gsnzen Schädel durchschneidet. Den Schnitt legt man so an, dass seine Richtungslinie den vorderen Rand beider Trommelfelle berührt. Schon kurze Zeit nach der Operation sieht man bei solchem Thier, wenn man die Rückenhaut streicht, die Stimmbänder an der frei daliegenden Stimmritze schwirren.

Führt man den queren Schnitt zu weit hinten aus, so dass die Vierhügel durchschnitten werden, so gelingt der Quakversuch nicht mehr. Auch dann lässt der Versuch im Stich, wenn man statt eines queren Schnitts einen längsgerichteten Schnitt anlegt, der die Vierhügel in der Mittellinie voneinander trennt.

Im Hochsommer sah ich nicht selten, dass ein Thier, bei dem ich ohne das Schädeldach wegzunehmen, das Hirn durchschnitten hatte, in Starrkrampf gerieth, wenn ich die Rückenhaut strich. Die Muskeln der Gliedmaassen betheiligten sich nicht an dem Tetanus, sondern nur die Streckmuskeln des Rumpfes, der während des Anfalls nach hinten übergebogen wurde. So lange der Krampfanfall währte, versagte natürlich der Quakversuch. Aber kaum hatte der Starrkrampf nachgelassen, so liess das Thier wie gewöhnlich seine Stimme wieder hören.

Kehren wir zur Besprechung des stets gelingenden Grund-

versuchs zurück, Wird der des Grosshirns beraubte Frosch in der Rückengegend in gewisser Weise mechanisch erregt, so quakt er mit der Regelmässigkeit einer maschinenartigen Vorrichtung. Wir sind berechtigt anzunehmen, dass es sich hier um einen reinen Reflexact handelt. Die Endigung der Empfindungsnerven in der Rückenhaut wird in eigenthümlicher Weise erregt. Die Erregung wird auf der Bahn dieser Nerven fortgeleitet zu dem im Gehirn (Vierhügel, Kleinhirn oder verlängertes Mark?) gelegenen Centrum für den Stimmact, und von diesem Centrum aus werden durch Vermittelung der Bewegungsnerven die Muskeln in Thätigkeit gesetzt, welche das Quaken besorgen. Wir lassen dahingestellt, ob in dem verstümmelten Gehirn des Thieres, während der Rücken gestreichelt wird, die Empfindung des Behagens zu Stande kommen kann. Diese Frage lässt sich nicht entscheiden, und muss daher dem Belieben eines Jeden überlassen werden, wie er darüber denken will. Man könnte ferner behaupten, das Quaken sei ein willkürlicher psychischer Act, jedesmal veranlasst durch den angenehmen Kitzel, den die Erregung der Rückenhaut mit sich führt. Solche Behauptung hat aber wenig für sich. Es unterliegt keinem Zweifel, dass der unversehrte Frosch häufig ganz von selbst, d. h. ohne nachweisbaren Grund seine Stimme hören lässt, und wir sagen dann: er quakt aus freiem Willen. Der des Grosshirns beraubte Frosch quakt aber nie von selbst. Dagegen quakt er mit der Sicherheit einer Maschinenvorrichtung, wenn ihm die Rückenhaut gestreichelt wird. Wer dies reflectorische Quaken ein willkürliches nennen will, der erklärt wunderlicher Weise für willkürlich, was eben aller Willkür entzogen ist. Uebrigens muss ich meine Ansicht dahin aussprechen, dass sich ein scharfer Unterschied zwischen willkürlichen und reflectorischen Bewegungen gar nicht angeben lässt. In allen denjenigen Fällen, in welchen nach einer bestimmten Erregung von Empfindungsnerven regelmässig derselbe Bewegungsact eintritt, genügt es von einer Reflexbewegung zu sprechen, und das mystische Etwas, was wir Willen nennen, bei Seite zu lassen. So fassen wir alse das

Quaken in unserem Versuche als einen rein reflectorischen Act auf. Auch derjenige, welcher dabei verharrt, dass bei diesem Versuche psychische Erregung und psychisches Handeln im Spiel sei, wird zugeben müssen, dass bei der ungemeinen Regelmässigkeit im Ablauf des Versuchs ein bestimmter Nervenmechanismus vorhanden sein muss, welcher dabei thätig ist, und dieser Mechanismus würde, bei Lichte besehen, zusammenfallen mit dem, was wir Reflexmechanismus nennen. Immer wird also eine maschinenartige Vorrichtung anzunehmen sein. Wer da glaubt, dass das des Grosshirns beraubte Thier noch willkürlich über seine Stimme verfügen kann, würde die Regelmässigkeit des Gelingens in unserem Versuche daraus erklären, dass das Thier keine Veranlassung hat, einzugreifen in das Spiel der maschinenartigen Vorrichtung, durch welche es seinem Behagen mechanischen Ausdruck giebt. Diese Deutung ist aber wohl künstlich, weil sie nicht erklärt, weshalb der angeblich willkürlich über seine Stimme gebietende Frosch nie von selbst quakt. Unter diesen Umständen ziehen wir es wie gesagt vor, das Quaken in unserem Versuche als einen einfachen Reflexact zu betrachten.

Wird aus der Kette derjenigen Organe, deren Zusammenwirken nothwendig ist, damit das Reflexquaken zu Stande kommt, eines herausgerissen, so gelingt selbstverständlich der Versuch nicht mehr. Durchschneidet man z. B. sämmtliche den Rücken versorgende Hautnerven, so quakt das Thier nach Erregung der Rückenhaut nicht.

Es war von Interesse zu untersuchen, ob die reflectorische Erregung der Stimme noch möglich ist, wenn man statt der Haut die Nervenstämmchen, welche die Rückenhaut versorgen, angreift. Ich habe die Nerven, welche in der Medianlinie durch den Lymphsack hindurch an die Rückenhaut treten, mit Inductionsschlägen gereizt. Häufig liess das Thier neben zahlreichen anderen Muskelbewegungen dann einen Schrei hören; aber dieser war nicht ähnlich dem Quaken, wie es nach Streichen der Rückenhaut eintritt, sondern es glich dieser Schrei, den ich als Schmerzensschrei bezeichnen möchte, genau dem, wie er auch nach Erregung belie-

biger anderer Empfindungsnerven gehört wird. Dies negative Ergebniss befremdete mich nicht, weil es mir von vornherein unwahrscheinlich schien, durch eine elektrische Reizung der Nervenstämme selbst einen ähnlichen Vorgang in diesen zu erregen, wie er in dem Quakversuch von den Endorganen in der Haut aus eingeleitet wird. Um so mehr war ich überrascht, als ich mich neuerdings dennoch überzeugte, dass man auch von den Nervenstämmchen aus das Reflexquaken hervorrufen kann. Es war die mechanische Erregung der Nerven, die mich zum Ziele führte. Um den Versuch anzustellen, verfahre ich wie folgt*): Ich durchschneide eines der Nervenstämmchen, welche in der Mittellinie an die Haut herantreten, da wo es sich in die Haut einpflanzt, und befestige an seinem Ende der bequemeren Handhabung wegen einen seidenen Faden. So wie ich nun den Faden behutsam anziehe und dadurch den angeknüpften Nerv einer leichten Dehnung unterwerfe, quakt das Thier jedes Mal in derselben Weise, als wenn ich ihm über den Rücken gestrichen hätte. Zerrt man zu stark an dem Faden, so quakt das Thier nicht, sondern macht Schmerzensäusserungen, indem es mit plötzlichem Satz von dannen springt. Schwache Dehnung der Nervenstämmchen wirkt also ganz ähnlich wie mechanische Erregung der Nervenendigungen in der Haut. Da der Erfolg genau derselbe, so darf man erwägen, ob nicht auch die ursächliche Veranlassung in beiden Fällen gleich ist. Wir haben gefunden, dass milde Dehnung gewisser Nervenfasern, welche an die Rückenhaut herantreten, das Quaken hervorlockt. Streichen wir über die Haut selbst hin, so werden die unmittelbaren Fortsetzungen derselben Nerven in der Haut selbst gedehnt. Diese Dehnung reicht hin, um das Quaken auszulösen. Wir haben daher nicht nöthig, bei dem Quakversuch an die Erregung eigenthümlicher Endorgane in der Haut zu denken. Der Versuch würde ebenso verständlich sein, wenn die Nerven ohne

*) Diesen Versuch habe ich zuerst mitgetheilt auf der Naturforscher-Versammlung zu Dresden am 24. Sept. 1868. Vergl. das Centralblatt für die med. Wissensch. 1868 No. 45.

Endorgane in der Haut ausliefen. So geneigt ich früher selbst war, dass Alles, was wir durch den Tastsinn der Haut erfahren, uns übermittelt wird durch die Erregung der Endorgane, so hat mich dieser Versuch wankend gemacht. Leichte Berührung oder Dehnung der Haut fällt gewiss in das Bereich dessen, was wir durch den Tastsinn wahrnehmen. Hier sehen wir, dass eine solche Erregung des Tastsinns einen Reflex auslöst, der keine Schmerzensäusserung ist, ohne dass man zur Erklärung dieses Vorganges einer anderen Annahme bedarf als der, dass die Nerven ohne Endorgane im Gewebe der Haut endigen. Ich habe angegeben, dass leichte Dehnung der bezeichneten Nerven das Quaken auslöst, während heftige Dehnung Schmerz zu erzeugen scheint. Es wäre von Werth durch Messung genau zu bestimmen, wie gross die Dehnung einer Nervenfaser sein muss, um das Quaken auszulösen, und wie bedeutend dieselbe sein muss, um das Thier zum Fortspringen zu veranlassen. Bisher bin ich noch nicht dazu gekommen, solche Messungen zu unternehmen. Auch wäre es vielleicht von Erfolg, sorgfältig auszuproben, ob man auf elektrischem Wege bei gehöriger Abstufung der Reizung durch Erregung der Nervenstämmchen das Quaken auslösen kann. Die oben erwähnten, früher von mir angestellten Versuche waren vielleicht deshalb fruchtlos, weil ich zu intensive Inductionsschläge anwandte.

Wir haben hervorgehoben, dass der Quakversuch bei Thieren ohne Grosshirn nie fehlschlägt. Wollte man heutzutage die Frösche des Aristophanes aufführen, der Physiolog des Ortes könnte mit geringer Mühe für einen Froschchor sorgen, der pünktlich, nie versagend, zum Ergötzen des Publikums seine Stimme hören lässt. Und dennoch giebt es Mittel, um das Zustandekommen dieses Reflexquakens zu verhindern, ohne dass man unmittelbar den Mechanismus der Organe schädigt, die das Quaken besorgen. Fügt man dem Thiere eine sehr heftige Reizung von Empfindungsnerven zu, quetscht man ihm z. B. die Haut beider Beine, indem man ihm die Füsse kräftig zusammenschnürt, so quakt das Thier einige Zeit nach diesem Eingriff nicht mehr, wenn man die

Rückenhaut beliebig stark streicht. Aehnlich hemmend wirkt auf den Mechanismus des Reflexquakens starke Reizung von Nervenstämmen, sei es durch Quetschung oder Elektricität. Wie können wir uns diesen Vorgang erklären? Ich habe mir folgende Deutung als die wahrscheinlichste zurechtgelegt. Reizt man irgend einen Empfindungsnerven sehr intensiv, so wird notorisch die Reizung fortgeleitet bis zum Gehirn und dieser wichtigste Complex von Nervencentren ebenso intensiv erregt. Die sicher vorhandenen zahlreichen Verflechtungen und Verbindungen zwischen den Zellen des Hirns machen es begreiflich, dass bei heftiger Erregung die ganze Masse des Gehirns durch den all zu mächtigen Reiz erschöpft und übermüdet wird, so dass es auf einige Zeit ausser Stande ist, auf mildere Reizungen zu antworten. So nehme ich nun an, dass in meinem Versuche das Gehirn durch Quetschung oder intensive elektrische Erregung der Haut erschöpft wird und in diesem Erschöpfungszustande auf die milde Erregung der Haut, wie sie beim Quakversuch ausgeübt wird, nicht mehr antworten kann. Erst dann kommt das Reflexquaken wieder zu Stande, wenn das Gehirn sich von den Ueberreizungen erholt hat.

Diese rein mechanische Erklärung dürften diejenigen ablehnen, welche es vorziehen, bei dem Quakversuch psychische Affecte und Aeusserungen zu vermuthen. Sie werden sagen, das Thier quakt, weil es ihm Vergnügen macht, gekitzelt zu werden. Wird das Thier gleichzeitig oder kurz vorher in qualvoller Weise gemisshandelt, so vergeht ihm natürlich alle Lust, den Kitzel der Haut zu beachten, und es quakt dann nicht mehr.

Man wird zugestehen müssen, dass eine solche Erklärung an sich möglich ist. Unbestreitbar hat der Wille Einfluss auf die Aeusserungen des Stimmapparats. Nimmt man an, dass das des Grosshirns beraubte Thier noch Willen hat, so wird dieser Wille in Folge starker Schmerzerregung allerdings die reflectorische Erregung der Stimme unterdrücken können.

Für die oben angegebene, von mir als wahrscheinlich hingestellte Deutung würde sprechen, wenn es gelänge, durch Reizung

von Empfindungsnerven auch solche Reflexmechanismen zu lähmen, auf welche der Wille keinen Einfluss hat. Wir wissen, dass der Wille des Menschen in keiner Weise unmittelbar auf den Herzschlag einzuwirken vermag*). Wir sind berechtigt zu folgern, dass ebenso wenig das Thier im Stande ist, nach Belieben seine Herzbewegungen zu fördern oder zu hemmen. Dagegen kann der Herzschlag auf reflectorischem Wege in sehr sicherer Weise abgeändert werden. Vor Jahren habe ich gezeigt**), dass man durch mechanische Reizung der Eingeweide auf reflectorischem Wege durch Vermittelung des Vagus Verlangsamung und Stillstand des Herzens erzielen kann. Am regelmässigsten gelingt der Versuch, wenn man dem Frosch wiederholt gegen die unversehrten Bauchdecken klopft. Angeregt durch jene Beobachtung, dass der sonst so regelmässige Erfolg des Quakversuches ausbleibt, wenn gleichzeitig eine kräftige Reizung von Empfindungsnerven vorgenommen wird, beschloss ich zu prüfen, ob etwa auch der Klopfversuch unter denselben Verhältnissen fehlschlagen würde. Und siehe da, meine Erwartung ward bestätigt. Hier die Beschreibung des Versuchs: Ich befestige einen des Grosshirns beraubten Frosch in der Rückenlage an den vier Gliedmaassen und lege das Herz bloss, indem ich ein kleines Loch aus den weichen Bedeckungen herausschneide. Wenige Schläge gegen den Bauch genügen, um das Herz zum Stillstand zu bringen. Jetzt führe ich die Elektroden eines Dubois'schen Schlittenapparats an die Haut des einen Schenkels und reize diesen mit ziemlich kräftigen Inductionsschlägen. Während die Haut gereizt wird, wiederhole ich den Klopfversuch. Er missglückt jetzt vollständig. Ich kann die Zahl und die Stärke der Schläge beliebig steigern, das Herz steht nicht mehr still. Darauf entferne ich die Elektroden, ohne die Schläge gegen den Bauch aufzugeben.

---

*) Mittelbar können wir allerdings den Herzschlag beeinflussen, z. B. indem wir durch eine kräftige Zusammenpressung des Thorax willkürlich von aussen her das Herz zusammenpressen.

**) Vgl. die Abhandlung „Vagus und Herz" im 26. Bande von Virchow's Archiv.

Auch jetzt schlägt das Herz regelmässig weiter. Nunmehr unterbreche ich den Versuch und überlasse das Thier einige Minuten der Ruhe. Sowie ich nach dieser Pause den Klopfversuch wiederhole, gelingt er abermals. In ähnlicher Weise wie die elektrische Reizung hebt auch intensive mechanische Reizung, z. B. Zerquetschung der Gliedmaassen, die reflectorische Hemmung des Herzens auf. Ob auch die reflectorische Lähmung des Tonus der Gefässe, wie sie beim Klopfversuch eintritt*), aufgehoben wird durch eine gleichzeitige intensive Reizung von Empfindungsnerven der äusseren Haut, habe ich noch nicht untersucht, möchte es aber vermuthen.

Wir ersehen aus diesen Versuchen, dass intensive Reizung von Empfindungsnerven das Zustandekommen solcher Reflexe unterdrückt, auf welche der Wille notorisch gar keinen Einfluss hat. Diese Erfahrung giebt uns den Fingerzeig, dass auch diejenigen Reflexe, auf welche der Wille Einfluss hat, in ganz analoger Weise auf rein mechanischem Wege unterdrückt werden können. So hat man also nicht nöthig, zur Erklärung der Hemmung des Reflexquakens den Willensbegriff zu Hülfe zu nehmen.

Der eben geschilderte Versuch, durch welchen nachgewiesen wurde, dass die reflectorische Hemmung der Herzbewegung ausbleibt, wenn gleichzeitig sensible Nerven der Haut intensiv gereizt werden, fordert noch zu einigen Bemerkungen auf. Ich erkläre mir den Hergang in diesem Versuche ganz ähnlich wie die Hemmung des Reflexquakens. Durch die intensive Reizung der Haut der Gliedmaassen wird die Medulla oblongata sehr hart mitgenommen und erschöpft. In diesem Erschöpfungszustande ist sie nicht geeignet, andere reflectorische Vorgänge zu vermitteln. So kommt unter diesen Umständen der sonst so regelmässige Erfolg des Klopfversuches nicht zu Stande, weil die erschöpfte Medulla oblongata ihre nothwendige Mitwirkung versagt. Sie wird gleichsam auf Zeit exstirpirt. Sobald sie sich erholt hat, functionirt sie wieder, und der Versuch gelingt. Dem angeführten

*) Vgl. Centralblatt für die med. Wissensch. 1864. No. 40.

Erklärungsversuche könnte man indess einen anderen gegenüberstellen. Man könnte sagen: Durch die intensive Reizung der äusseren Haut werden die Beschleunigungsnerven des Herzens erregt. Letztere sind siegreich über die durch die gleichzeitige Reizung der Eingeweide in Thätigkeit gesetzten Hemmungsnerven, und so klopft das Herz weiter, statt still zu stehen, wie es der Fall sein würde, wenn nur die Hemmungsnerven thätig wären. Ich könnte mir Glück dazu wünschen, wenn diese Erklärung richtig wäre, denn ich hätte dann zuerst den Nachweis geführt, dass Beschleunigungsnerven der Herzbewegung beim Frosch da sind. Es scheint mir deren Vorhandensein indess sehr unwahrscheinlich, weil wir ihre Leistungen auch wahrnehmen müssten, ohne den Klopfversuch. Wir müssten sehr regelmässig nach Reizung der äusseren Haut eine sehr beträchtliche Steigerung der Pulsfrequenz folgen sehen. Dies lässt sich aber beim Frosch durchaus nicht beobachten, und deshalb scheint die Annahme von Beschleunigungsnerven des Herzens bisher nicht hinreichend begründet zu sein. Jeder ihr Vorhandensein voraussetzende Erklärungsversuch ist demnach zu verwerfen.

Der genannte Versuch scheint mir auch darum von Interesse, weil er vielleicht Licht zu bringen scheint in ein Gebiet der practischen Medicin. Allgemein wendet man in Fällen tiefer Ohnmacht oder des Scheintodes kräftige Hautreize zur Wiederbelebung an. Das Mittel ist bewährt, aber nicht erklärt. Jener Versuch scheint mir die Handhabe zu bieten zu einer Erklärung, die wenigstens für eine Gruppe von Fällen zutreffen könnte. Ich bin überzeugt, dass es sich in vielen Fällen von Ohnmacht um eine reflectorische Lähmung des Tonus der Gefässe und der Herzbewegung handelt. Diese beim Menschen leicht tödtlich werdende Lähmung kann man abkürzen, indem man eine kräftige Reizung der Haut vornimmt. Mir fällt da ein Fall ein, welcher mir vor Jahren von einem befreundeten Arzt mitgetheilt wurde: Ein Arbeiter versetzte einem anderen, welcher gerade nach einer vollen Mahlzeit ausruhte, mit der breiten Fläche eines Brettes einen Schlag vor den Bauch. Der Getroffene war kurze Zeit

darauf todt. Bei der gerichtlichen Leichenöffnung fand man keine Spur einer Verletzung. Ich bin überzeugt, dass hier die reflectorische Lähmung des Herzens und des Gefässtonus den Tod herbeiführte. Möglichst rasche und kräftige Anwendung von Hautreizen hätte vielleicht den unheilvollen Ausgang abgewendet. Ich kann hier eine Bemerkung nicht unterdrücken, welche denen gilt, die da alle Versuche an Fröschen gern für eine interessante Spielerei ausgeben, welche für den practischen Arzt ohne Werth sei, da dabei nichts für die Praxis abfalle. Der Quakversuch dürfte Solchen lediglich als ein erwünschtes Mittel erscheinen, die Zuhörer der physiologischen Vorlesung angenehm zu belustigen. Und doch sahen wir, dass die Zergliederung dieses belustigenden Versuches Schritt für Schritt zu Fragen führte, deren Beantwortung unmittelbar fruchtbar wird auch für die practische Medicin. Wer allerdings als das Ergebniss jeder wissenschaftlichen Untersuchung sofort ein neues Recept in die Tasche stecken will, dem ist nicht zu helfen. Er gleicht dem Bauer, welcher seiner Ziege eine gute Mahlzeit Futter vorsetzt und schon fünf Minuten nachher die Milch melken will, die aus dem Futter entstand.

Noch in einer Beziehung scheint mir dieser Versuch lehrreich. Seit Jahren verharren Schiff, Moleschott und ihre Schüler bei der Ansicht, dass die Fasern des Vagus, welche zum Herzen gehen, Bewegungsfasern sind. Den sonderbaren Widerspruch, dass Reizung dieser angeblichen Bewegungsfasern statt der Bewegung gerade Stillstand des Herzens erzeugt, suchen sie dadurch zu beschwichtigen, dass sie dem Vagus eine räthselhaft leichte Erschöpfbarkeit zuschreiben. Nur ganz milde Reizungen des Vagus sollen den Herzschlag beschleunigen. Jede Reizung, welche dies geringste Maass überschreitet, ermüdet angeblich sogleich den Nerv bis in seine Endigungen und das Herz steht still. Wie sollen wir bei der Schiff'schen Annahme die Vorgänge beim Klopfversuch erklären? Wir wären danach genöthigt zu glauben, dass eine ganz geringfügige Reizung der Eingeweide sofort den gar nicht direct angegriffenen Vagus bis ins Herz hinein lähmt. Das ist gewiss gewaltsam. Aber selbst wenn wir noch

diese Erklärung zu ertragen im Stande wären, was machen wir dann mit der Thatsache, dass das reflectorisch zum Stillstand gebrachte Herz gleich wieder schlägt, wenn die äussere Haut gereizt wird? Wie soll nun der angeblich bis in's Herz gelähmte Vagus plötzlich wieder leistungsfähig sein? Man sieht, selbst auf dem künstlichsten Wege ist Schiff's Hypothese über die Natur des Herzvagus nicht zu halten. Bleiben wir daher bei der Theorie der Gebrüder Weber, dass der Herzvagus eine besondere Art von Nerven, einen Hemmungsnerv darstellt.

Nach Beendigung dieser Episode wenden wir uns wieder zu unserem Hauptthema. Ich komme zu einer Frage, die der Leser schon für sich gethan hat: Wie verhält sich denn der gesunde, nicht des Grosshirns beraubte Frosch bei dem Quakversuch? Natürlich ist dieser in vollem Besitz desselben Reflexmechanismus, und es wird uns daher nicht auffallen, dass gesunde Frösche häufig quaken, sobald sie in Lagen gebracht werden, bei denen ihr Rücken gedrückt oder gestrichen wird. Mir fällt da eine Erfahrung ein, die der Diener im hiesigen physiologischen Laboratorium gemacht hat. Wenn dieser vom Froschfang heimkehrend die erhaschte Beute in einem Beutel nach Hause trägt, so wird er oft von den Gassenjungen verfolgt, weil die Frösche im Beutel ein unaufhörliches, Aufsehen erregendes Quaken ertönen lassen. Die Erklärung ist natürlich sehr naheliegend. Wenn die Frösche in den Beutel gethan werden, so schichtet man sie beliebig übereinander. Sie drücken und reiben sich fortwährend gegenseitig den Rücken und regen einander zu einem lustigen Gequak an.

Man kann also auch an unversehrten Fröschen häufig genug das Reflexquaken beobachten, und doch würde man schwerlich bei ihnen den beschriebenen Reflexmechanismus entdeckt haben, und das aus folgenden Gründen: Erstens quakt ein unversehrter Frosch bekanntlich ganz von selbst. Man ist daher nie sicher, ob ein Quaken, das man von ihm hört, ein Reflexact oder freiwillige Handlung ist. Dann ist ferner der Erfolg des Quakversuchs beim unversehrten Thier nie ein so regelmässiger, untrügerischer. Streicht man dem Thier über den Rücken, so quakt es

häufig genug: aber es quakt dann mitunter ganz unabhängig von weiterer Reibung beliebig oft zur eigenen Unterhaltung fort. In vielen Fällen endlich quakt ein unversehrter Frosch, wenn man ihm noch so stark oder schwach über den Rücken fährt, gar nicht, sondern schweigt hartnäckig. Trennt man einem solchen Schweiger das Grosshirn ab, so quarrt er ebenso maschinenmässig wie andere. Kurz unversehrte Frösche sind in Bezug auf das Zustandekommen des Reflexquakens unberechenbar, während Thiere ohne Grosshirn sich wie regelmässig arbeitende Maschinen verhalten.

Weshalb arbeitet der Reflexmechanismus des Quakens bei Thieren mit Grosshirn nicht so zuverlässig? Man kann sich damit begnügen, darauf Folgendes zu antworten: Das unbeschädigte Thier ist in vollem Besitz seiner Seelenkräfte. Es hat ohne Zweifel das, was wir Willen nennen und vermag nach Gutdünken das Spiel der der Herrschaft des Willens unterworfenen Reflexapparate bald zu begünstigen, bald zu unterdrücken. Daher die Unberechenbarkeit des unversehrten Thiers. Ich möchte mich indess mit dieser Erklärung nicht zufrieden geben und will den Versuch machen, ob diese scheinbare Unberechenbarkeit sich nicht zurückführen lässt auf rein mechanische Vorgänge. Wir haben gefunden, dass der Reflexmechanismus des Quakens für einige Zeit unterdrückt wird nach intensiver Reizung von Empfindungsnerven. Zu den Empfindungsnerven im weiteren Sinne müssen wir alle Nerven zählen, welche Erregungen zu den grossen Nervencentren leiten. Wir müssen dazu also auch die Nerven der höheren Sinnesorgane zählen. Das unversehrte Thier wird durch Erregungen aller dieser Nerven gleichsam bestürmt. Daher wird sein Gehirn viel leichter erschöpft, und für einige Zeit ungeeignet auf milde Reize zu antworten. Zwar ist, wie ich später beweisen werde, auch das des Grosshirns beraubte Thier durchaus nicht unfähig, durch Vermittelung der höheren Sinnesorgane bestimmte Eindrücke zu empfangen; aber es steht fest, dass solche Thiere im Vergleich zu den unversehrten ungemein stumpf gegen Erregungen der höheren Sinnesorgane sich verhalten. Auch die

Reizungen des Tastsinnes sind bei unversehrten Thieren gewiss mit einer viel ausgebreiteteren Erregung der grossen Nervencentren verbunden als beim verstümmelten Thier. Streiche ich einem Frosch über den Rücken, so wird in der Regel bei dem Thier die Vorstellung eines Feindes entstehen. Die Centren für die Fortbewegung werden in Thätigkeit gesetzt, und das Thier springt fort. Wo so viel mächtigere Mechanismen ihr Spiel entfalten, kommt der verhältnissmässig untergeordnete Quakmechanismus nicht zur Geltung. Kurz meine Ansicht geht dahin, dass bei dem Thier, welches sein Grosshirn besitzt, bei gleichem Anlass, sowohl die Zahl als die Intensität der Erregungen, welche die grossen Nervencentren erleiden, viel grösser ist als beim verstümmelten Thier. Darum wird bei jenem der Quakmechanismus viel leichter unterdrückt. Wenn aber, wird man weiter fragen, bei dem Thier, welches sein Grosshirn hat, wegen der ungleich leichteren Hemmung durch gleichzeitige Erregung sensibler Nerven das Reflexquaken seltener beobachtet wird, wie kommt es denn, dass manche Thiere ebenso prompt und munter quaken, wie solche ohne Grosshirn? Hierauf weiss ich nur zu erwiedern, dass man bei solchen Thieren eine zeitweise geringere Erregbarkeit des Grosshirns annehmen muss. Das Thier ist gleichsam im Schlaf oder unaufmerksam. Erwacht es aus seinem Schlummer und gewahrt in dem, welcher ihm den Rücken streicht, den Feind, so hört das Quaken auf, und das Thier springt fort.

Doch lassen wir diese immerhin schwierigen Erklärungsversuche, und halten wir uns an die Thatsache. Das im Besitz des Grosshirns befindliche Thier quakt nicht regelmässig. Es ist im Stande vom Grosshirn aus den oft erwähnten Reflexmechanismus zu hemmen. Wir kommen in einem späteren Abschnitt auf die Besprechung dieser Hemmung zurück.

Es ist schwer, bei anderen Thieren einen Vorgang aufzufinden, der Analogie hätte mit der reflectorischen Erregung der Froschstimme nach Berührung der Rückenhaut. Wenn man einer zahmen Katze über den Rücken streicht, so macht das Thier den sprichwörtlich gewordenen Katzenbuckel und lässt häufig sich zu

dem bekannten, Behagen ausdrückenden Schnurren herbei. Als Analogon beim Menschen möchte ich das Lachen nach Hautkitzeln betrachten. Das Lachen ist wie das Quaken ein Stimmakt. Es wird nur erregt durch leise mechanische Berührung oder Streichen über sehr beschränkte Hautstellen, die wir kitzlich nennen. Kitzeln in den Achselhöhlen reizt zum Lachen, Kitzeln der Stirn nicht. So quakt der Frosch, wenn ihm der Rücken gestrichen wird, und bleibt stumm, wenn man die Bauchhaut berührt. Ich habe mir ferner die Frage vorgelegt, welche Rolle das Reflexquaken in der Lebensökonomie des Frosches spielt. Darüber habe ich ebenso wenig eine Vermuthung wie über den etwaigen Nutzen, den dem Menschen das Reflexlachen nach Kitzeln der Haut gewährt.

Am Schlusse dieses Abschnitts angelangt, will ich mit wenigen Worten mittheilen, wie ich den Quakversuch auffand. Als ich im Sommer 1865 damit beschäftigt war, meine Untersuchungen über den Tonus der Gefässe fortzuführen, fand ich auch, dass der Tonus der Gefässe vorübergehend aufgehoben werden kann, wenn man die grossen Nervencentren wiederholten schwachen Erschütterungen unterwirft*). Ergreift man einen Frosch bei den Hinterbeinen und schlägt man ihn anhaltend vielleicht 50 Mal, aber nur mässig stark, mit dem Schädel auf eine harte Unterlage, so bleibt das Thier zunächst nach dieser Erschütterung wie todt daliegen. Athmung und Herzschlag haben aufgehört. Allein nach einer kurzen Pause stellt sich Athmung und Herzbewegung wieder regelmässig ein, aber das Herz bleibt zunächst noch blutleer und der Kreislauf des Blutes stockt. Ich habe nachgewiesen, dass diese Stockung des Kreislaufes zurückgeführt werden muss auf eine allgemeine Lähmung des Tonus der Gefässe**). Ganz allmälig stellt sich auch der Tonus der Gefässe wieder her, der Kreislauf wird lebhafter und lebhafter, und das Thier erholt sich, aber nicht vollständig. Sein Verhalten lässt schliessen, dass es

*) Vgl. Centralblatt für die med. Wissensch. 1864. No. 40.

**) Vgl. die Abhandlung: „Ueber den Tonus der Gefässe und seine Bedeutung für die Blutbewegung“ im 29. Bande von Virchow's Archiv.

eine dauernde Einbusse an seinen Gehirnfunctionen erlitten hat. Solche Thiere verlieren die Fähigkeit zur willkürlichen Fortbewegung des ganzen Körpers. In ein flaches Gefäss gesetzt springen sie nie von selbst heraus. Ueberrascht man sie, indem man plötzlich in das Gefäss hineinsieht, so machen manche wohl sonderbare schaukelnde Bewegungen des Körpers, aus denen man folgern kann, dass sie sehen können; aber sie sind nicht im Stande zu entfliehen. Andere, bei denen die vorangegangene Erschütterung noch stärker gewesen war, verhalten sich vollständig theilnahmlos und verharren bewegungslos an dem Platze, auf den man sie gesetzt hat. Alle diese Thiere gaben von selbst nie einen Laut von sich. Nun bemerkte ich, dass sie laut quakten, so oft ich sie in die Hand nahm, und ermittelte bald, dass es die Berührung der Rückenhaut war, welche vorzugsweise leicht das Quaken auslöste. Nachdenkend über die Bedeutung der Krankheitserscheinungen, welche die Frösche darboten, musste ich auf die Vermuthung kommen, dass bei ihnen der zarteste Theil des Gehirns, die grossen Hirnlappen, durch die Erschütterung dauernd geschädigt seien. Ich prüfte diese Vermuthung, indem ich gesunden Fröschen das Grosshirn fortschnitt, und der Quakversuch war gefunden.

II.

Zur Physiologie der Begattung des Frosches*).

An den ersten warmen Tagen des Frühlings verlassen die Landfrösche (Rana temporaria) den feuchten Wohnort, in dem sie den Winter zubrachten, begeben sich auf's Land und paaren sich. Das in der Regel kleinere Männchen besteigt den Rücken des Weibchens und umklammert letzteres, indem es seine Arme von hinten her um die Brust des Weibchens schlingt. Die Arme

*) Vgl. die vorläufige Mittheilung im Centralblatt für die med. Wissensch. 1865. No. 19. und 1866. No. 18.

des Männchens sind dabei so gelagert, dass sie dicht hinter dem Ursprung der vorderen Gliedmaassen des Weibchens dessen Brust umgreifen. Mit dem aufsitzenden Gemahl hüpft das Weibchen noch einige Zeit auf dem Trocknen herum und kehrt dann in's Wasser zurück, um seine Eier zu legen. Die Dauer des ganzen Begattungsgeschäfts ist verschieden lang je nach der Witterung. Ist es warm, so ist die Begattung in 4—5 Tagen beendet. Bei rauher, kalter Witterung währt sie 8—10 Tage. Hat das Weibchen all' seine Eier entlassen, und das Männchen darüber all' seinen Samen entleert, so ist die Begattung beendet, und die bis dahin Vereinigten trennen sich. Eine so andauernde Umarmung setzt von Seiten des Männchens einen beträchtlichen Aufwand von Kraft voraus. Um diesen zu ermöglichen, ist die Muskelmasse an den vorderen Gliedmaassen des Männchens sehr entwickelt. Die Arme des Männchens sind bei Weitem dicker, als die des Weibchens. Entsprechend der kräftigeren Muskulatur sind auch die Knochen der Arme des Männchens stärker und haben eine eigenthümliche Form. Der Druck, welchen die mit den Fingern vorn sich kreuzenden Arme des Männchens auf die Brust des Weibchens ausüben, ist so gross, dass nicht selten ein brandiges Absterben der betreffenden Hautstelle mit nachfolgender Geschwürsbildung gesehen wird. Während der Begattung lassen beide Geschlechter oft ein eigenthümliches Grunzen hören. Die Haut des Männchens hat meist ein schlottriges Ansehen, was wohl von einer gesteigerten Ansammlung von Flüssigkeit in den unter der Haut gelegenen Lymphsäcken herrührt.

Man pflegt sich damit zu begnügen zu sagen, dass beide Geschlechter zum Begattungsact gedrängt werden durch den mächtigsten aller Triebe, den Geschlechtstrieb. Es bedarf keiner langen Auseinandersetzung, um zu beweisen, dass dies keine Erklärung ist für die Vorgänge der Begattung, sondern lediglich die Einführung eines dunkelen Wortes für eine dunkele Sache. In einer Reihe von Untersuchungen, die ich jetzt im Zusammenhang mittheilen will, habe ich mich bemüht, wenigstens einige von den vielen Fragen zu beantworten, die wir uns stellen müssen,

wenn wir das Thun und Lassen der Thiere bei der Begattung näher betrachten.

Wir sehen, dass das trächtige Froschweibchen von dem brünstigen Männchen aufgesucht wird. Wir fragen zunächst: Welche Eigenthümlichkeiten des Weibchens sind es, durch die das Männchen aus der Ferne herbeigelockt wird? Ist es der ganze Körper des Weibchens oder nur ein Theil des weiblichen Körpers? Folgt das Männchen der lockenden Stimme des Weibchens oder einem besonders anziehenden Geruch, den das letztere ausströmt?

Um über diese Fragen Aufschluss zu erhalten, verfuhr ich folgendermaassen: Von einer grossen Zahl von Froschpaaren, die in der Begattung begriffen waren, setzte ich die beiden Geschlechter in gesonderte Behälter, indem ich die Männchen gewaltsam von den Weibchen trennte. Alle brünstigen Männchen befanden sich zusammen in einer Zinkwanne. Sowie ich eines von den gleichfalls isolirten Weibchen zu ihnen setzte, wurde es in kürzester Zeit von einem der Männchen umarmt. Ich löste beide wieder voneinander, that das Männchen zu seinen Genossen zurück und tödtete das Weibchen dadurch, dass ich ihm Gehirn und Rückenmark mit einer Sonde zerstörte. Den frischen Leichnam des Thieres legte ich unter die Männchen. Alsbald fand ich, dass auch der Leichnam von einem der Männchen begattet ward. Ebenso wurden die Leichen von brünstigen Weibchen, welche ich durch Chloroform oder Worara vergiftet hatte, nach kurzer Zeit von den Männchen umklammert.

Der Erfolg dieser Versuche lehrt, dass nicht irgend welche active Bewegungen des Weibchens unerlässlich dazu sind, damit der Begattungsact zu Stande kommt. Auch der eigenthümlich grunzende Laut, den das Weibchen während der Begattungszeit hören lässt, ist also nicht wesentlich nothwendig zur Anlockung des Männchens.

Um zu ermitteln, welcher Theil des weiblichen Körpers die Anlockung ausübt, legte ich unter die brünstigen Männchen die Leiche eines trächtigen Weibchens, der ich die Haut abgezogen hatte. Sie wurde schleunigst umarmt. Der Erfolg blieb derselbe,

nachdem ich dem Leichnam auch noch die Gliedmaassen abgeschnitteo hatte. Nach diesen Erfahrungen schritt ich zu folgendem Versuch:

Ich tödtete ein grosses Männchen, indem ich ihm Hirn und Rückenmark mit einer Sonde zerstörte. Dann zog ich dem Thiere die Haut ab, weidete es vollständig aus und stopfte in die leere Bauchhöhle die gefüllten Eileiter eines frisch getödteten Weibchens. Nachdem ich die Bauchwandungen sorgfältig vernäht hatte, that ich den auf solche Weise trächtig gemachten Leichnam unter die lebenden Männchen. Mein Erstaunen war nicht gering, als ich sah, dass dieser männliche Leichnam kurze Zeit darauf von einem brünstigen Männchen umarmt wurde. Ebenso erging es mehreren anderen abgehäuteten männlichen Leichen, welchen ich mit reifen Eiern gefüllte Eileiter einfach unter dem Bauch mit Bindfaden befestigt hatte.

Hiernach schien es, als wenn die reifen Eier die Männchen zur Begattung anlockten. Diese Vermuthung wurde aber widerlegt durch nachstehenden Versuch:

Ich enthäutete den frischen Leichnam eines trächtigen Weibchens, nahm die gefüllten Eileiter vollständig aus der Bauchhöhle heraus und füllte den leer gewordenen Raum mit klein geschnittenem Muskelfleisch eines anderen Weibchens aus. Nach Vernähung der Bauchwunde legte ich die Leiche zu den Männchen, und siehe da, auch diese wurde alsbald inbrünstig umarmt. Dagegen wurde der Leichnam eines männlichen Frosches, welchen ich mit männlichem Muskelfleisch ausgestopft hatte, unberührt liegen gelassen. Ich sah ferner, dass selbst kleine Bruchstückchen von frisch geschlachteten trächtigen Weibchen die brünstigen Männchen anzogen. Ich fand z. B. ein Männchen vor, das ein Stück eines weiblichen Leichnams umarmt hatte, welches nur aus dem Becken und den hinteren Gliedmaassen bestand.

Es bleibt wohl nichts anderes übrig nach all diesen Versuchen als anzunehmen, dass jeder Theil des weiblichen Körpers in der Brunstzeit eine Anziehung auf die Männchen ausübt. Wir fragen weiter: Durch welchen Sinn

des Männchens wird die Anziehung vermittelt? Wenn wir uns der analogen Verhältnisse bei höheren Thieren erinnern, so ist es da häufig die Erregung des Gehörorgans, durch welche die Geschlechter zu einander gelockt werden. Man weiss, dass der Jäger zur Brunstzeit die Lockrufe des Weibchens nachahmt und das bethört herbeieilende Männchen erlegt. Wie indess bereits oben angegeben wurde, scheint die Erregung des Gehörssinns bei der Begattung des Frosches keine unerlässliche Rolle zu spielen, denn es werden ja auch stumme weibliche Leichen aufgesucht und begattet. Es lag sehr nahe anzunehmen, dass der Geruchssinn des Froschmännchens durch einen von dem weiblichen Körper ausströmenden Duft erregt wird, und dass es dieser Witterung folgend das Weibchen auffindet. Um diese Annahme, von deren Richtigkeit ich fest überzeugt war, zu prüfen, setzte ich einige Männchen, welchen ich die Riechfortsätze des Gehirns quer durchschnitten hatte, unter eine grosse Anzahl brünstiger Weibchen. Zu meiner Ueberraschung waren die meisten schon nach kurzer Zeit in der Begattung begriffen. Hierauf trennte ich die Paare von einander und that zu den wieder isolirten Weibchen einige andere Männchen, welche ich geblendet hatte. Es verging keine Minute, als mehrere von ihnen schon Weibchen umklammert hatten. Das Ergebniss dieses Versuchs musste mich dahin belehren, dass weder ausschliesslich der Geruchssinn, noch ausschliesslich der Gesichtssinn die Auffindung des Weibchens vermitteln. Jetzt setzte ich zu den abermals isolirten Weibchen eine Anzahl Männchen, denen ich sowohl den Gesichts- als den Geruchssinn geraubt hatte. Als ich nach Verlauf einer halben Stunde wieder nachsah, war die Mehrzahl der Männchen noch nicht in der Begattung, aber einige (von 12 waren es 4) hatten trotz der Verstümmelung sich mit den Weibchen vereinigt. Man könnte daran denken, dass diese Thiere entweder herumtastend die Weibchen aufgefunden hatten, oder dass sie durch Lockrufe der Weibchen herangezogen waren. Da die Vernichtung des Gehörssinns sich ohne störende Nebenverletzungen nur schwierig ausführen lässt, so zog ich es in dem folgenden Versuche vor, die Weibchen

stumm zu machen. Ich trennte die Männchen, welche sich trotz des Verlustes von Geruchssinn und Gesicht begattet hatten, von ihren Weibchen und setzte sie in ein besonderes geräumiges Gefäss. Dann nahm ich die soeben von ihren Männchen abgelösten Weibchen und schnitt ihnen mittelst des Verfahrens, welches ich oben zur Anstellung des Quakversuchs empfohlen habe, die Halbkugeln des grossen Gehirns ab. Die Thiere gaben nach dieser Operation freiwillig keinen Laut von sich und blieben in der Regel ruhig sitzen. Diese des Grosshirns beraubten stummen Weibchen setzte ich zu den blinden, des Geruchsinns entbehrenden Männchen. Sie sassen tagelang nebeneinander, ohne dass ein einziges Paar sich begattet hätte. Dieser letzte Versuch scheint den Gedanken auszuschliessen, dass das der höheren Sinne entbehrende Männchen im Stande wäre, durch freiwilliges Herumtasten ein Weibchen zur Begattung aufzusuchen.

Das gesammte Ergebniss dieser Reihe von Versuchen ist wohl ein sehr merkwürdiges. Es ist nicht ein Sinn, durch dessen Erregung die Männchen aus der Entfernung zu den Weibchen herangelockt werden, es sind alle Sinne, die überhaupt in Frage kommen können. Wir sehen, dass selbst unter sehr erschwerenden Verhältnissen die Vollziehung des Begattuugsacts ermöglicht wird. Das scheint uns eine neue Bestätigung für die bekannte Erfahrung, dass zahlreiche Schutzmittel und Vorkehrungen sowohl bei Thieren wie Pflanzen vorhanden sind, um das Geschäft der Fortpflanzung zu fördern. Das einzelne Individuum wird schonungslos geopfert in dem Kampf um's Dasein, aber der Fortbestand der Art wird durch reichliche Nachkommenschaft gesichert.

Nachdem wir so festgestellt haben, auf welche Weise das Männchen zu dem trächtigen Weibchen aus der Entfernung herangezogen wird, wenden wir uns jetzt zur Besprechung einiger Fragen, die sich an die Betrachtung des Begattungsacts selbst anknüpfen. Sowie das Weibchen von dem Männchen erreicht ist, wird es von diesem mit grosser Kraft umklammert. Je länger beide vereinigt sind, desto stärker wird der Krampf in den

Beugemuskeln der vorderen Gliedmaassen des Männchens. Wir fragen: Von welchem Theil der grossen Nervencentren hängt dieser Krampf ab, und wodurch wird dieses Nervencentrum angeregt, einen dauernden Muskelkrampf einzuleiten und zu unterhalten? Die nachfolgenden Untersuchungen werden auf diese Frage Antwort geben.

Da der Begattungsact vom Frosch nur während der Brunstzeit im Frühling ausgeübt wird, und wir zu dieser Zeit eine erhebliche Vergrösserung der Hoden beobachten können, so dachte ich daran, dass vielleicht von den geschwellten, mit Samen überfüllten Hoden aus eine fortdauernde Reizung ausgeübt werden könne auf den Theil des Rückenmarks, welcher den Krampf der vorderen Gliedmaassen unterhält. Ich schnitt daher einem in der Begattung begriffenen Männchen die Hoden aus, um zu sehen, ob das Thier durch diese Verstümmelung veranlasst werden würde, das Weibchen loszulassen. Dies war nicht der Fall, sondern das Thier fuhr fort, das Weibchen fest zu umklammern. Als ich das entmannte Thier gewaltsam von dem Weibchen trennte und einige Zeit darauf zu anderen brünstigen Weibchen setzte, umarmte der hodenlose Frosch schleunigst eines von diesen. Der seiner Hoden beraubte brünstige Frosch wird also weder unfähig, die eingeleiteten Umarmungen fortzusetzen, noch auch der Neigung verlustig, aus der Entfernung Weibchen aufzusuchen und zu umklammern. Diese auf den ersten Anblick befremdlichen Versuchsergebnisse verlieren das Wunderbare, wenn wir uns der analogen Verhältnisse bei höheren Thieren erinnern. Es ist ja bekannt, dass kastrirte Pferde in der ersten Zeit nach der Operation noch im Stande sind, die Begattung zu vollziehen. Auch kastrirte Menschen haben noch Erectionen, die sich erst später verlieren. Es scheint wohl über jeden Zweifel erhaben, dass der Füllungszustand der Hoden erregend wirkt auf die Centralorgane, welche dem Begattungsact vorstehen, aber dieser erregende Einfluss braucht sich nicht fortwährend zu bethätigen. Sind die Centralorgane erst einmal in Erregungszustand gebracht, so spielen sich die von ihnen abhängigen Acte noch eine Zeitlang

ab, wenn die Ursache zu ihrer primären Erregung bereits vernichtet ist.

Wie die Entfernung der Hoden, so erträgt das Männchen zahlreiche andere Misshandlungen, ohne die Begattung zu unterbrechen. Schon Spallanzani*) erzählt uns eine Reihe solcher Versuche an Kröten und Fröschen, die ich hier zum Theil wiedergeben will:

„Vergebens hielt ich das Männchen mit dem einen Fuss, an den ich einen Faden gebunden hatte, eine Viertelstunde lang in die Höhe. So unbequem auch diese Stellung war, so bewirkte sie doch keine Aenderung, und auch das Gewicht des Weibchens, welches doch viel schwerer war, konnte das Männchen nicht bewegen loszulassen. Ich versuchte es mit einer Nadel bald an den hinteren Füssen, bald auf dem Rücken und an den Seiten, bald auch gar an dem Kopf zu reizen. Das Blut floss, die Verwundung verursachte Schmerzen; dennoch aber liess das Männchen sein Weibchen nicht fahren. Ganz ohne Erfolg schnitt ich das Männchen an verschiedenen Theilen seines Körpers mit der Scheere, ich schnitt sogar ganze Stücke Fleisch heraus, und doch konnte meine Grausamkeit ihn von seiner Geliebten nicht losreissen. Endlich schnitt ich einen ganzen Schenkel ab, und auch jetzt ging das verliebte Männchen nicht eher von seinem Weibchen als nach 13 Stunden, wo es endlich starb.“

„Ich setzte zu dem verwittweten Weibchen ein anderes Männchen, welches die Begattung sehr bald begann. Ich schnitt ihm beide Schenkel ab, und es blieb dennoch an dem geliebten Orte. Drei Stunden nach dieser grausamen Operation, als das Weibchen zwei Eierschnuren von sich liess, befruchtete das Männchen selbige noch mit seinem darüber hingespritzten Samen.“

„Endlich schnitt ich einem Männchen die Vorderfüsse ab und setzte es zu einem Weibchen. Es stund nicht an sich zu begatten, indem es sein Weibchen mit den blutigen Stümpfen feurig

*) Spallanzani's Versuche über die Erzeugung der Thiere u. Pflanzen. Aus dem Französischen von Michaelis. Leipzig, 1786. S. 91 u. 320.

umfasste und die Begattung so lange fortsetzte, bis es alle Eier befruchtet hatte.“

An einer anderen Stelle der angeführten Schrift (S. 320) erzählt Spallanzani, „dass er einem Froschmännchen den Fuss mit einer Kerzenflamme verbrannt habe. Das gequälte Thier löste sich erst dann von seinem Weibchen ab, als ihm der Fuss bis zum Schenkel geröstet war. Kurze Zeit darauf begattete sich das übel zugerichtete Thier von Neuem.“

Ich kann Spallanzani's Versuche im ganzen Umfange bestätigen und will noch hinzufügen, dass ich sogar gesehen habe, wie ein Froschmännchen die Aufpinselung von Essigsäure aushielt, ohne das Begattungsgeschäft aufzugeben. Das Thier wischte mit den Hinterfüssen die Säure ab, welche die Haut des Rückens anätzte, während die Arme das Weibchen fest umklammert hielten. In anderen Fällen beobachtete ich, dass das Weibchen verlassen wurde, wenn ich die Haut des Männchens in grösserer Ausdehnung mit Essigsäure bepinselte.

Spallanzani wusste auch bereits, dass man dem in der Begattung begriffenen Frosch den Kopf abschneiden kann, ohne dass das Weibchen losgelassen wird. Andererseits kann man ihm die Wirbelsäule zwischen dem dritten und vierten Wirbel durchschneiden, ohne dass er die Umarmung aufgiebt. Endlich kann man dem aufsitzenden Männchen sowohl den Kopf abtrennen, als die Wirbelsäule an der erwähnten Stelle durchschneiden, und der Umklammerungskrampf dauert dennoch fort. Aus diesem letzten Versuch erhellt offenbar, dass das Nervencentrum, von welchem der tonische Umarmungskrampf abhängt, gelegen sein muss in dem Theil des Rückenmarks, welcher den Kanal der drei obersten Wirbel des Rückenmarks ausfüllt. Auf Grund dieser Ermittelung stellte ich nun folgenden Versuch an, um zu erforschen, wodurch das Centrum erregt wird.

Ich löse einen in der Begattung begriffenen männlichen Frosch von seinem Weibchen, trenne dem Thier erstlich den Kopf ab und durchschneide sodann den Rumpf desselben in querer Richtung an der Grenze zwischen dem dritten und vierten Wirbel.

Nach Ausräumung der Brusthöhe behält man zum Experiment übrig ein Thierbruchstück, welches besteht aus den drei obersten Wirbeln, dem gesammten Brustgürtel nebst den vorderen Gliedmaassen. Drückt man nun unter gleichzeitig reibender Bewegung mit den Fingern auf die Brusthaut und die Beugefläche der Arme dieses Bruchstücks von Frosch, so umschliessen die Arme alsbald den Finger in anhaltendem tonischem Krampf, der sich jedesmal steigert, sobald man mit Hülfe der anderen Hand den wie von einem Siegelringe umklammerten Finger an der inneren Fläche des Ringes hin und her bewegt.

Wir dürfen aus diesem Versuch schliessen, dass das fragliche Umarmungscentrum im Rückenmark erregt wird durch Druck oder Reibung der Haut an der Brust und der Beugefläche der Arme. Für diese Deutung sprechen noch die folgenden Versuche. Zieht man dem beschriebenen Thierbruchstück die Haut ab oder durchschneidet man die hinteren Rückenmarkswurzeln, so kommt der Umarmungskrampf nicht zu Stande.

Nimmt man einem übrigens unversehrten brünstigen Männchen die Haut der Arme und desjenigen Theils der Brust, welcher zwischen den Armen gelegen ist, so wird ein solches Thier, unter trächtige Weibchen gesetzt, sich nicht mehr freiwillig begatten. Auch wenn man ihm ein Weibchen gegen die Brust drückt, wird es dasselbe nicht umklammern.

So haben wir also jetzt die Antwort auf die oben gestellten Fragen: Das Centrum, von welchem die bei der Begattung stattfindende Umarmung abhängt, liegt in dem obersten Abschnitt des Rückenmarks. Die Thätigkeit dieses Centrums wird angeregt durch diejenige mechanische Reizung der Haut, welche wir mit Druck oder Reibung bezeichnen.

Wenn man einem brünstigen Männchen blos den Kopf abschneidet, so gelingen mit dem kopflosen Rumpf natürlich auch die Versuche, die wir an jenem Thierbruchstück anstellten. Legt man dem geköpften isolirten Männchen einen Finger gegen die Brust, so wird dieser sofort fest umklammert. Erhebt man darauf

die Hand, so bleibt das Thier an dem Finger hängen. So oft man den umklammerten Finger im thierischen Ringe dreht, fühlt man eine Verstärkung des tonischen Krampfes. Ebenso wie der Finger wird jeder beliebige andere, ähnlich gestaltete Körper von dem kopflosen Thier fest umklammert. Der enthauptete Frosch unterscheidet also sicher nicht, ob der ihm vorgehaltene Körper ein lebendes Thier ist oder nicht.

Ganz unvereinbar mit diesen Angaben ist eine Mittheilung von Pflüger, die ich hier erwähnen will, weil sie Eingang in die physiologischen Lehrbücher gefunden hat.

Pflüger*) erzählt auf Seite 18 der unten näher bezeichneten Schrift, dass er einem in der Begattung begriffenen Männchen das Rückenmark zwischen Atlas und zweitem Wirbel durchgeschnitten habe. Darauf betupft er einen Arm des Thieres mit Essigsäure. Pflüger sagt dann weiter: „Wenn man während er die geschlossenen Arme öffnet, um die ätzende Substanz wegzuwischen, das Weibchen schnell hinwegzieht oder, falls dies nicht angeht, dasselbe aus seinen Armen schneidet, weil er es mit sehr grosser Kraft umschliesst, so kann man verschiedene Gegenstände, die man hin und her bewegt, auf ihn legen, ohne dass er weiter darauf reagirt. Die Arme sind nun flectirt wie früher, da er das Weibchen hielt. Mehrmals sah ich nun, dass der Enthauptete, wenn man einen sich bewegenden Frosch auf ihn legte, plötzlich sich aufrichten zu wollen schien, die gebeugten Arme öffnete, nach dem sich zurückziehenden Frosch griff, ihn erfasste, zu sich heranzog und mit beiden Armen wiederum so fest umschloss, dass der Ergriffene nicht zu entfliehen vermochte oder, wenn er dies that, den anderen mit sich tragen musste.“

Es ist aus Pflüger's Worten nicht zu ersehen, auf welche Körperstelle des geköpften Frosches er die verschiedenen Gegenstände und nachher den Frosch gelegt hat. Jedenfalls soll aus

---

*) Ueber die sensorischen Functionen des Rückenmarks etc. Berlin, 1853. Hirschwald.

dem Versuch gefolgert werden, dass der Enthauptete wohl zu unterscheiden weiss zwischen verschiedenen Gegenständen und einem lebendigen Frosch, indem er nur letzteren umarmt.

Im Gegensatz hierzu behaupte ich, dass der enthauptete Frosch ohne Ansehen des Gegenstandes oder der Person seine Umarmungen austheilt. Hoffentlich wird bald ein Anderer sich der Mühe unterziehen zu prüfen, wer von uns Beiden richtig beobachtet hat.

Wie verhält sich nun das im Rückenmark nachgewiesene Centrum des Umarmungskrampfes beim unversehrten Frosch? Umklammert auch dieser jeden ihm vor die Brust gelegten glatten Gegenstand? Nein, sondern der unversehrte Frosch weiss, wie von selbst einleuchtet, wohl zu unterscheiden, wen und was er vor sich hat. Löst man ein in der Umarmung begriffenes Männchen gewaltsam von seinem Weibchen, indem man ihm die Arme auseinanderbiegt, so umklammert das Thier zwar unmittelbar nachher jeden beliebigen Gegenstand von rundlicher Form, aber in der Regel nicht lange. Alsbald lässt er den umklammerten Finger fahren und springt fort. Er ist nun nicht mehr dazu zu bringen, den vorgehaltenen Finger zu umfassen. Am schnellsten wird die leidenschaftliche Erregung, in welche ihn augenscheinlich die Verbindung mit dem Weibchen versetzt hat, abgekühlt, wenn man das Thier zunächst nach der Trennung vom Weibchen in ein Gefäss mit kaltem Wasser bringt. In der ersten Zeit nach der Trennung bleibt er mit verschränkten Armen im Wasser liegen. Dann schwindet der Umarmungskrampf. Das Thier scheint zur Besinnung zu kommen, bewegt die Vorderbeine ganz regelmässig und springt oder schwimmt davon. Jetzt verschmäht er jeden vorgehaltenen Körper, indem er statt denselben zu umschliessen, zappelnde Bewegungen mit den Händen macht. Er weist auch jeden vorgehaltenen männlichen Frosch von sich, wird aber ein dargereichtes trächtiges Weibchen immer umarmen. Nachdem man ihn zum zweiten Mal von dem Weibchen getrennt hat, bringt man ihn von Neuem für einige Minuten in's kalte Wasser. Das Thier stösst den vorgehaltenen Finger wieder zurück.

Hierauf schneide ich ihm den Kopf ab, und siehe da, der kopflose Rumpf umarmt den Finger mit der Sicherheit einer regelmässig arbeitenden Maschine. Der unversehrte Frosch ist im uugestörten Besitz des Umarmungsmechanismus. Wir sehen ja, dass er während der Begattung mit voller Kraft arbeitet. Warum kommt dieser Mechanismus bei ihm nicht in Thätigkeit, wenn man ihm den Finger oder ein Männchen vorhält? Man wird antworten: Weil er das trächtige Weibchen sehr gut von dem Männchen oder wohl gar von einem beliebigen fremdartigen Körper unterscheiden kann. Fragt man weiter: durch welchen Sinn wird das Weibchen vom Männchen erkannt? so wird man auf Grund der früher gemachten Versuche behaupten können, dass sowohl der Geruch, als das Gesicht, wie das Gehör des Männchens durch vom Weibchen ausgehende Reize in eigenthümlicher Weise erregt werden können. Bringt man Individuen beider Geschlechter in unmittelbare Berührung, so wird das Männchen ausser durch jene Sinne auch noch durch den Tastsinn belehrt werden können, ob er ein Weibchen vor sich hat. Um nun zu erforschen, welche Bedeutung dem Tastsinn in diesem Falle zukommt, stellte ich wieder eine Reihe von Versuchen an.

Ich hielt einem Männchen, welches des Gesichts- und Geruchssinnes beraubt war, ein durch Chloroform getödtetes Weibchen vor. Sogleich wurde die Leiche umarmt. Nachdem ich den Frosch von dem Leichnam getrennt und ihn eine Weile sich selbst überlassen hatte, drückte ich ihm ein Männchen an die Brust. Der blinde Frosch umarmte dies keinen Augenblick, sondern machte lebhafte Abwehrbewegungen mit den vorderen Gliedmaassen. In der Erwägung, dass vielleicht die Haut des Männchens eine Eigenschaft haben könnte, welche abstossend wirkt auf den Tastsinn eines Thieres von demselben Geschlecht, schritt ich darauf zu folgendem Versuch:

Ich zog einem frisch getödteten, recht grossen Männchen die Haut ab und steckte in den leeren Balg ein trächtiges Weibchen. Das mit der gut vernähten männlichen Haut bekleidete Weibchen wurde von dem des Gesichts und Geruchs beraubten Männchen

sofort umarmt, als es ihm an die Brust gelegt ward. Dagegen verschmähte derselbe Frosch ein Männchen, welches in eine weibliche Haut eingenäht und ihm genähert wurde.

Die äussere Haut ist hiernach in unserem Falle sicherlich ohne alle Bedeutung für die Kennzeichnung der Geschlechter. Sehr wesentlich scheint dagegen die Leibesform zu sein, wie aus folgenden Versuchen hervorgeht:

Einem Weibchen, welches kurz zuvor von einem des Geruchs und Gesichts beraubten Frosch zur Begattung angenommen war, schnitt ich die gefüllten Eileiter heraus und nähte die Bauchwunde wieder sauber zu. Als ich dies Weibchen mit zusammengefallenem Bauch nun zum zweiten Male dem Männchen an die Brust drückte, wurde es zurückgestossen.

Dass in diesem Falle nicht der Verlust der Eier, sondern die veränderte Leibesform die Veranlassung zur Zurückweisung war, bewies ein fernerer Versuch:

Ich stopfte dem verschmähten Weibchen die Bauchhöhle mit klein geschnittenem Muskelfleisch, das von einem anderen Weibchen herrührte, so weit aus, dass der Bauch wieder dieselbe Rundung erhielt, welche ihm zuvor die gefüllten Eileiter gegeben hatten. Das so mit Muskelfleisch trächtig gewordene Weibchen wurde sofort und andauernd umarmt, als es dem vorher erwähnten Männchen an die Brust gelegt wurde.

Wir haben gesehen, dass der des Geruchs und Gesichts beraubte Frosch ein ihm an die Brust gedrücktes Weibchen nur dann umklammert, wenn es die Form eines trächtigen Thieres hat. Es steht dieses Ergebniss in einem nur scheinbaren Widerspruch mit einem früheren. Ich hatte mitgetheilt, dass wenn man in ein Gefäss, in welchem sich brünstige Männchen befinden, Bruchstücke von frisch getödteten brünstigen Weibchen legt, diese Bruchstücke von den Männchen aufgesucht und umarmt werden. An der Form können natürlich solche Bruchstücke nicht als vom Weibchen herrührende erkannt werden. Jene Männchen, von welchen die einzelnen Theile aufgesucht wurden, besassen aber den Geruchssinn und wurden eben durch Vermittelung dieses Sinnes

zu den weiblichen Theilen hingelockt. Bei der starken Erregung des Geruchssinnes konnten sie der eigenthümlichen Erregung des Tastsinnes, welche der trächtige Bauch des Weibchens verursacht, für einige Zeit entbehren. Auch in denjenigen Fällen, in welchen ich beobachtete, dass trächtige Weibchen aufgefunden und begattet wurden von Männchen, die des Gesichts und des Geruchs beraubt waren, war es, wie schon oben erwähnt wurde, nicht die Betastung der Form, welche das Männchen zur Begattung anreizte. Dies schlossen wir einmal daraus, dass stumme Weibchen von den jener beiden Sinne beraubten Männchen nicht aufgefunden wurden. Zweitens spricht mir dafür eine andere Wahrnehmung. Ich sah nämlich, dass einer der Frösche das Weibchen nicht regelrecht umklammert hatte, sondern von vorn her, also in umgekehrter Richtung blos den Kopf des Weibchens mit den Armen umfasst hielt. Da nun der Kopf des Weibchens kein Kennzeichen trägt, welches von dem Männchen durch den Tastsinn hätte erkannt werden können, so schien es mir nach Ausschluss der Sinne, welche das Männchen nicht mehr besass, nur möglich, dass es durch Erregung des Gehörssinns zu dem Weibchen hingezogen wurde.

Wenn aber die Erregung der höheren Sinnesorgane unmöglich gemacht ist, dann bleibt der Tastsinn allein übrig, um das Weibchen vom Männchen zu unterscheiden. Auch der Frosch, welcher ausser den höheren Sinnesorganen noch des grossen Gehirns beraubt ist, ist noch im Stande ein ihm vorgehaltenes Thier als trächtiges Weibchen zu erkennen. Schneidet man einem Männchen den Schädel in querer Richtung durch, so dass die Schnittlinie den vorderen Rand der Trommelfelle berührt, so sind die Halbkugeln des Grosshirns, Geruchsorgan und Augen abgetrennt. Ein derartig verstümmeltes Thier umarmt ein ihm vorgehaltenes trächtiges Weibchen sogleich, während ein Männchen zurückgewiesen wird.

Die Thatsache, dass ein Weibchen mit vollem Bauch angenommen wird, musste zu dem Versuch auffordern, einem Männchen künstlich eine dem trächtigen Weibchen ähnliche Form zu

geben und zuzusehen, ob dieses etwa für ein Weibchen gehalten und umarmt wird. Schon früher habe ich ähnliche Versuche erzählt. Ich hatte nämlich Leichen trächtig gemacht, indem ich ihnen gefüllte Eileiter vor den Bauch band, und diese Leichname waren begattet worden. Als ich denselben brünstigen Männchen andere männliche Leichen hinlegte, welchen ich den Bauch mit männlichem Muskelfleisch ausgestopft hatte, liess man sie unbeachtet. Die ausgestopften männlichen Leichen waren in der äusseren Form den Weibchen jedenfalls ähnlicher als die anderen, welchen weibliche Bestandtheile vorgebunden waren. Nichtsdestoweniger wurden nur letztere zur Umarmung gewählt. Hier konnte also nur der Geruchssinn Führer sein, welcher die Männchen zu den weiblichen Theilen zog. Wie steht es aber mit den grosshirnlosen, blinden und des Geruchsinns beraubten Thieren? Lassen sich diese durch ein mit männlichem Muskelfleisch ausgestopftes Männchen täuschen über die Natur des Geschlechts?

Der Betrug gelang im Anfange immer. Das dargebotene ausgestopfte dickbäuchige Männchen wurde in der Regel kräftig umarmt, aber die Umarmung war meistens von ganz geringer Dauer. Der männliche Leichnam wurde bald im Stich gelassen. Hielt ich aber demselben Thier ein frisch getödtetes Weibchen vor, so wurde es sofort fest umklammert und die Umarmung dauerte lange Zeit. So schien es, als wenn noch das so arg verstümmelte Thier zu unterscheiden vermöge zwischen dem weiblichen und dem auf künstliche Weise ganz ähnlich geformten männlichen Körper. Die Umarmung, welche das Männchen mit einem Weibchen eingeht, gewinnt von Minute zu Minute an Kraft und Innigkeit, während das ausgestopfte Männchen nur locker festgehalten und bald verlassen wird. Rathlos wie ich diese Erscheinungen zurückführen sollte auf Modificationen in der Erregung des Tastsinns, dachte ich daran, die Hypothese aufstellen zu müssen, dass von dem innig berührten weiblichen Körper ein noch ganz unbekannter Reiz überströmen könne auf das umklammernde Männchen. Zu einem so gewagten Schritt darf man sich aber erst dann entschliessen, wenn jeder andere Ausweg

undenkbar wird; und so liegt die Sache für jetzt nicht. In einzelnen Fällen sah ich nämlich, dass das gut ausgestopfte Männchen auch sehr andauernd umarmt wurde, und die Täuschung also vorhielt. Es bleibt daher möglich, dass in anderen Fällen, in welchen von grosshirnlosen Fröschen ein Männchen mit Sicherheit von einem Weibchen unterschieden wurde, die Nachahmung der Form nicht vollkommen genug war, um einen Betrug mit nachhaltigem Erfolg durchzuführen. Immerhin scheint es überaus merkwürdig, dass so geringe Unterschiede in der Form, wie sie zwischen einem ausgestopften Männchen und einem trächtigen Weibchen bestehen, noch durch den Tastsinn eines Thieres wahrgenommen werden können, dem man die höheren Sinnesorgane und das Grosshirn exstirpirt hat.

Auch die Erklärung des folgenden Versuchs wird wohl sich gründen müssen auf die Annahme einer feinen Ausbildung des Tastsinnes. Wenn man ein in der Begattung begriffenes Männchen von einem Weibchen losreisst, so hat es unmittelbar darauf die Neigung, jeden ihm vorgehaltenen Gegenstand zu umarmen. Hält man ihm einen männlichen Frosch vor, so wird er gleichfalls umklammert, aber bald im Stich gelassen. Ein dargebotenes Weibchen wird anhaltend umarmt. Ich hielt nun einem solchen das Weibchen in umgekehrter Richtung vor, so dass er das Becken des Weibchens krampfhaft umschlang, während der Kopf des Weibchens seinen Oberschenkel berührte. Gewöhnlich sieht man dann, dass das Männchen ganz allmälig in die richtige Lage kommt, indem es, ohne jemals das Weibchen ganz loszulassen, die Stellung seines Körpers schrittweise zweckentsprechend verändert. In den seltneren Fällen wird allerdings das in falsche Lage gebrachte Weibchen aufgegeben.

Bekanntlich trägt das Männchen an den Daumen der Vorderfüsse eine warzenartige, schwarz gefärbte Erhebung. Es lag nahe, diese eigenthümliche Auszeichnung in irgend eine Beziehung zu bringen zu dem Begattungsact, insbesondere zu den Aufgaben, die dem Tastsinn dabei zufallen. Ich habe indess nichts Erwähnenswerthes darüber ermitteln können. Frösche, denen man jene

Warzen abschneidet, sind ebenso erfolgreich geschäftig ein Weibchen zu begatten wie unbeschädigte Thiere. Mir schien nur, dass die Umarmung der Männchen ohne Warzen nicht so fest war wie gewöhnlich. Spallanzani giebt an, dass die genannten Warzen während der Begattungszeit empfindlicher sind als sonst*).

Ich komme jetzt zur Mittheilung eines Umstandes, der geeignet ist, die Untersuchung der Begattungsvorgänge überaus zu erschweren. Auch das Froschgeschlecht ist wunderbarer Weise nicht frei von dem, was wir als Verirrung des Geschlechtstriebes bezeichnen. Schon Spallanzani**), dessen Beobachtungen wir so vielfach anerkennen konnten, schreibt, er habe einmal ein Krötenmännchen angetroffen, welches ein anderes Männchen fest umklammert hielt. Als das umklammerte Thier einige Tage darauf gestorben war, wurde auch noch der faulende Leichnam dauernd festgehalten. Auch ich habe einige ähnliche Beobachtungen gemacht. Wenn die Wasserfrösche (Rana esculenta) den Winterschlaf aufgeben und an's Land kommen, so sind sie zuerst äusserst träge und langsam in ihren Bewegungen. Der Landfrosch, welcher mehrere Wochen früher zum Vorschein kommt, hat dann schon sein Begattungsgeschäft beendet. Diejenigen Männchen, welche vielleicht kein Weibchen haben finden können, werden durch ihre unbefriedigte Geilheit angetrieben, die trägen Wasserfrösche anzufallen. Mehrmals brachte mir der Diener männliche Exemplare vom Wasserfrosch, welche von einem männlichen Landfrosch fest umklammert waren. Ich sah sogar einen grossen männlichen Wasserfrosch, den zwei Landfrösche angepackt hatten. Der eine hatte regelrecht den Rücken des Thieres bestiegen, während der andere den einen Oberschenkel umarmt hatte. Auch in der Gefangenschaft isolirt gehaltene männliche brünstige Landfrösche geben Proben einer solchen unnatürlichen Richtung des Geschlechtstriebes. Mehrmals habe ich gesehen, dass ein mit Muskelfleisch ausgestopfter männlicher Leichnam, welchen ich

*) a. a. O. S. 4.
**) a. a. O. S. 319.

einem unversehrten Landfroschmännchen an die Brust gelegt hatte, von diesem dauernd umarmt wurde.

Vielleicht sind die oben mitgetheilten Fälle, in welchen des Grosshirns beraubte Frösche dasselbe leisteten, hierhin zu zählen.

Vor dem Missgriff, aus der Beobachtung solcher vereinzelten Fälle von unregelmässiger Aeusserung des Geschlechtstriebes allgemeinere Schlüsse zu ziehen, wird man sich hüten, wenn man möglichst zahlreiche Untersuchungen anstellt. Dann wird man bald beurtheilen, was Regel und was seltene Ausnahme ist.

Wir haben gesehen, dass ein Froschmännchen, welches man eine Zeitlang von seinem Weibchen getrennt hat, den Finger oder einen anderen fremden Körper, welchen man ihm an die Brust drückt, und ebenso einen männlichen Frosch zurückweist, während er ein trächtiges Weibchen sofort dauernd umarmt. Ein des Grosshirns beraubter Frosch verfährt im Ganzen ebenso.

Dagegen umarmt ein Frosch, dem man das ganze Gehirn mit Einschluss des vorderen Theils des verlängerten Marks fortgenommen hat, blindlings Alles, was ihm vorgehalten wird. Der behirnte Frosch besitzt in seinem Rückenmark denselben Reflexmechanismus. Er verwerthet ihn ja während des Begattungsacts. Unmittelbar nach Unterbrechung der Begattung umarmt er auch Alles, was ihm vorgehalten wird. Wie kommt es nun, dass er später z. B. den vorgehaltenen Finger nicht mehr umarmt, während er dies sofort thut, wenn ihm der Kopf abgeschnitten wird? Zwei Erklärungen sind möglich: Entweder wird die Reizbarkeit des fraglichen Reflexmechanismus während der Begattung und nach der Köpfung sehr gesteigert, oder das Gehirn ist im Stande, die Thätigkeit dieses Reflexcentrums zu unterdrücken. Wenn wir die letztere Annahme in's Auge fassen, so kann da die Unterdrückung der reflectorischen Umarmung erfolgen, indem vom Gehirn aus andere Muskeln, die ihr entgegenwirken, in Thätigkeit gesetzt werden, oder die Unterdrückung kann rein auf dem Nervenwege vor sich gehen. Ob der erstere Vorgang zutrifft, lässt sich durch's Experiment entscheiden. Drücken wir dem Frosch, welcher noch sein Hirn hat, den Finger gegen die Brust,

so macht er unregelmässige zappelnde Bewegungen mit den Armen. Schneiden wir demselben Thier den Kopf ab, so umarmt er den vorgehaltenen Finger mit grosser Kraft. Wenn er vorhin, als er noch Gehirn besass, diesem reflectorischen Umarmungskrampf durch Thätigkeit anderer Muskeln entgegenwirkte, so konnten das füglich nur die Streckmuskeln der vorderen Gliedmaassen sein. Um diese Möglichkeit zu prüfen, durchschnitt ich bei einem brünstigen Männchen die sämmtlichen Streckmuskeln der Arme bis auf den Knochen. Als ich dem verwundeten Thier den Finger und ein Männchen vorhielt, erfolgte keine Umarmung. Nachdem ich ihm den Kopf abgetrennt hatte, trat wie gewöhnlich nach Reizung der Brusthaut ein sehr kräftiger Umarmungskrampf ein. Aus diesem Versuch geht hervor, dass der Umarmungskrampf unter jenen Verhältnissen beim behirnten Thier nicht etwa durch entgegenwirkende Muskeln in seinem Resultat gestört wird, sondern dass er wirklich fehlt. Im nächsten Abschnitt finden wir Gelegenheit, auf diesen Gegenstand zurückzukommen.

III.

Zur Lehre von der Hemmung der Reflexerscheinungen.

Volkmann und die Gebrüder Weber machten auf die Thatsache aufmerksam, dass wir durch unseren Willen das Zustandekommen gewisser reflectorischer Vorgänge einigermaassen unterdrücken oder wenigstens aufhalten können. Setschenow und seine Schüler haben diesen Gedanken verfolgt und durch Versuche an Fröschen erforscht, von welchen Hirnabschnitten die Reflexmechanismen im Rückenmark eine Hemmung erfahren können. Sie liessen die eine hintere Gliedmaasse eines Frosches in eine verdünnte Säurelösung eintauchen und maassen die Zeit, welche vergeht bis zum ersten Eintritt von Reflexbewegungen.

Wurden gleichzeitig gewisse Querschnitte des Gehirns chemisch oder elektrisch gereizt, so traten die Reflexbewegungen viel später ein. Setschenow schloss aus diesen Versuchen, dass im Bereich der Thalami optici, der Vierhügel und des vorderen Abschnittes der Medulla oblongata des Frosches Hemmungscentren vorhanden sein müssen, durch deren Einfluss das Zustandekommen von Reflexbewegungen im Rückenmark verzögert wird. Jene Hemmungscentren gerathen in Thätigkeit, wenn sie unmittelbar örtlich gereizt werden. Andererseits können sie angeregt werden durch Reizung centripetaler Nerven. Während des Lebens sind jene Centren fortdauernd in einem Zustande tonischer Thätigkeit. Die gesteigerte Reflexerregbarkeit geköpfter Thiere soll erklärt werden durch den Wegfall dieser andauernden Hemmung.

In den vorangehenden beiden Abschnitten haben wir mehrmals die Umstände kennen gelernt, unter welchen der sonst regelmässige Ablauf gewisser Reflexmechanismen ausbleibt. Da diese Fälle offenbar untergebracht werden müssen unter die Gruppe der Hemmungen von Reflexen, so tritt an uns die Frage heran, ob wir Setschenow's Theorie für die Erklärung dieser Erscheinungen verwerthen können. Wenn wir uns indess streng an Setschenow's Worte halten, müssen wir es sofort aufgeben, die von uns mitgetheilten Versuche mit den seinigen zusammenzustellen. Setschenow und Paschutin*) sagen nämlich auf Seite 78 der angeführten Schrift ausdrücklich:

„Es folgt aus diesen Versuchen augenscheinlich: 1) dass es im Gehirn des Frosches keine hemmenden Mechanismen für die tactilen Reflexe giebt und 2) dass die Depression derselben, im Falle sie vorkommt, auf eine Ueberreizung der centralen Theile der tactilen Apparate zurückgeführt werden muss."

Wie wir gleich nachweisen wollen, handelt es sich in unseren Versuchen gerade um die Hemmung tactiler Reflexe. Wir wiederholen zur Erinnerung kurz die Mittheilung der Versuche:

---

*) Setschenow u. Paschutin. Neue Versuche am Hirn- u. Rückenmark des Frosches. Berlin, 1865. Hirschwald.

1) Leise Berührung oder Streichen der Rückenhaut löst das Quaken aus. Dieser reflectorische Vorgang wird mit Sicherheit unterdrückt, wenn beliebige sensible Nerven gleichzeitig intensiv gereizt werden. Derselbe reflectorische Vorgang wird häufig vermisst bei Thieren, welche noch das Gehirn besitzen, und muss daher angenommen werden, dass er auch vom grossen Gehirn aus unterdrückt werden kann.

2) Nach leichter mechanischer Reizung der Eingeweide wird das Herz auf reflectorischem Wege zum Stillstand gebracht (Klopfversuch). Der sonst regelmässige Erfolg dieses Versuchs bleibt aus, wenn gleichzeitig ein sensibler Nerv der Gliedmaassen intensiv gereizt wird.

3) Wird die Brusthaut eines geköpften brünstigen Männchens mit dem Finger gerieben, so wird der Finger kräftig umklammert. Der sonst nie versagende Erfolg tritt häufig nicht ein, wenn man gleichzeitig die Haut des Thieres mit Essigsäure pinselt. Der Umklammerungskrampf wird ferner unter früher näher besprochenen Verhältnissen vermisst bei dem Thier, welches noch das Gehirn besitzt.

In allen diesen Versuchen waren es reflectorische Vorgänge, hervorgebracht durch Reize wie Berührung, Streicheln, leichtes Klopfen, deren Unterdrückung unter gewissen Verhältnissen erfolgte. Nach Setschenow's obiger Erklärung würde man diese Unterdrückung nicht ableiten dürfen aus einer Thätigkeit der von ihm aufgestellten Hemmungscentren.

Noch in anderer Beziehung unterscheiden sich die Vorgänge in meinen Versuchen von denen Setschenow's. Setschenow beobachtete in seinen Versuchen nur eine Verzögerung des Eintritts der Reflexerscheinungen, während in unseren Versuchen die Reflexerscheinung vollständig verschwindet.

Endlich möchte ich noch darauf aufmerksam machen, dass in den soeben von mir unter 1) angeführten Versuchen dem grossen Gehirn eine bedeutungsvolle Rolle zufällt, während das grosse Gehirn in Setschenow's Versuchen als ganz unwesentlich erscheint. Wenn es feststeht, dass wir gewisse Reflexe,

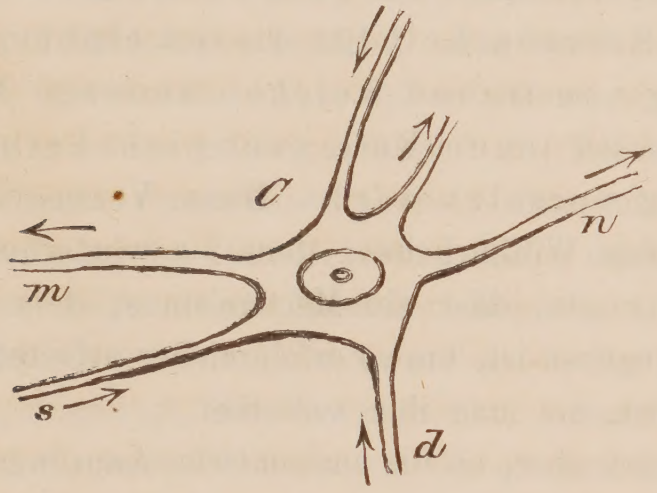
z. B. Niesen oder Lachen, durch unseren Willen unterdrücken können, so lag es nahe zu vermuthen, dass diese Reflexmechanismen vom grossen Gehirn aus gehemmt werden, weil wir annehmen dürfen, dass der Sitz des Willens im grossen Gehirn zu suchen ist. Um so auffälliger scheint Setschenow's Angabe, dass im grossen Gehirn keine Hemmungscentren liegen. Die eine der unter 1) angeführten Thatsachen scheint mir nun sehr geeignet, ein vollständiges Seitenstück für die menschliche Erfahrung abzugeben, dass Reflexe durch den Willen unterdrückt werden können. Ich meine die Thatsache, dass ein unversehrter Frosch nicht regelmässig quakt, wenn er am Rücken gestreichelt wird, während ein Frosch ohne Grosshirn mit maschinenmässiger Regelmässigkeit antwortet. Die Unberechenbarkeit des unversehrten Thieres kann nur erklärt werden durch die Thätigkeit des grossen Gehirns. Der unversehrte Frosch kann vermöge dieser das Reflexquaken nach Belieben unterdrücken oder abspielen lassen. Das Centrum, von dem hier die Hemmung ausgeht, ist offenbar das grosse Gehirn. So müssen wir also, abweichend von Setschenow, auch dem grossen Gehirn die Fähigkeit zuertheilen, das Reflexvermögen anderer Abschnitte des centralen Nervensystems zu hemmen.

Wir haben also gesehen, dass nach Setschenow's eigener Erklärung die Ergebnisse unserer Versuche nichts zu thun haben mit den von ihm aufgestellten Hemmungscentren, weil er leugnet, dass diese Hemmungscentren auch solche reflectorischen Vorgänge unterdrücken können, die nach tactilen Reizen eintreten. Es scheint mir aber sehr misslich, die verschiedenen Fälle von Hemmungen der Reflexe, welche ja so viel Verwandtes untereinander haben, auf ganz abweichende Weise zu erklären. Deshalb will ich hier ausführlicher den Versuch machen, eine Hypothese aufzustellen, welche für alle hier in Frage kommenden Fälle brauchbar bleibt.

Gehen wir aus von der Betrachtung eines Falles, der mir passend scheint als Typus für die Hemmung der Reflexe zu gelten, nämlich von dem Quakversuch. Zu dem Nervenmechanismus, der

bei diesem Versuch arbeitet, gehören 1) gewisse sensible Nerven, 2) ein Centrum für die Uebertragung der Erregung der sensiblen auf die betreffenden Bewegungsnerven und 3) diese Bewegungsnerven selbst.

Fig. 2.



In dem vorstehenden Schema wollen wir uns sämmtliche hierher gehörige centripetale Nerven vereinigt denken zu einem Strange *s*, sämmtliche Bewegungsnerven sollen den Strang *m* bilden, und statt des aus vielen Zellen bestehenden Centrum wollen wir eine einzige Nervenzelle *C* annehmen. So lange der Reflexmechanismus ungestört bleibt, wird jede Erregung der sensiblen Nerven *s* regelmässig durch das Centrum *C* übertragen auf die Bewegungsnerven *m*, und das Thier quakt. Der regelmässige Ablauf des Reflexes hört aber auf, sobald auf anderem Wege eine kräftige Erregung in das Centrum *C* hineinbricht. Wird z. B. die Haut des Schenkels gleichzeitig stark gereizt, so pflanzt sich diese Erregung fort durch das Rückenmark und erreicht endlich auf der Bahn *d* auch das Centrum *C*. Durch diese neue Reizung wird die Erregbarkeit des Centrums für den früher so regelmässig arbeitenden Reflexvorgang herabgesetzt. Jede durch die Nervenverbindung *d* oder eine andere Nervenbahn eindringende Erregung wird auf solche Weise hemmend einwirken auf das Spiel des fraglichen Reflexmechanismus. Während vorhin das Centrum *C* gleichsam ungetheilt seine Leistungsfähigkeit der ein-

zigen Aufgabe zuwenden konnte, das reflectorische Quaken zu vermitteln, wird in Folge einer anderen gleichzeitigen Erregung dasselbe Centrum noch in anderer Weise in Anspruch genommen und deshalb seine Erregbarkeit für jenen Reflex vermindert. Unsere Hypothese fusst demgemäss auf der Voraussetzung, dass ein Centrum, welches einen bestimmten Reflexact vermittelt, an Erregbarkeit für diesen einbüsst, wenn es gleichzeitig von irgend welchen anderen Nervenbahnen aus, die an jenem Reflexact nicht betheiligt sind, in Erregung versetzt wird. Diese Voraussetzung hat an sich wohl nichts Willkürliches, denn sie wiederholt ja nur den alten Erfahrungssatz, dass ein Mechanismus, dem ein gewisser Kraftvorrath gegeben ist, um so erfolgreicher arbeitet, je einfacher die Leistung ist, die man ihm zumuthet.

Es fragt sich aber, ob die anatomische Anordnung in unserem Schema im Wesentlichen zutreffend ist. Dass man sich ein Bild von einem Reflexmechanismus machen kann, indem man sich einen Strang von centripetalen und einen solchen von centrifugalen Nervenfasern und eine sie verbindende Gangliengruppe zeichnet, wird wohl Jedermann zugeben. Allein wie macht man wahrscheinlich, dass die Störung, welche diesen Reflexmechanismus trifft, wenn z. B. der N. ischiadicus stark gereizt wird, auf dem Wege einer Nervenfaser *d* in das Reflexcentrum eindringt? In der That könnte man sich eine andere Möglichkeit denken. Es könnte in Folge der kräftigen Reizung des N. ischiadicus auf reflectorischem Wege ein Krampf in den Gefässen der grossen Nervencentren entstehen. Dadurch würde die Ernährung derselben beeinträchtigt und in Folge davon ihre Leistungsfähigkeit vermindert. Gegen die Annahme einer so vermittelten Einwirkung spricht indess sehr die Thatsache, dass die Unterdrückung des Reflexquakens sofort nach der Reizung des N. ischiadicus eintritt, während ein Gefässkrampf sich nicht so schnell entwickeln kann und noch weniger im Augenblick die Ernährung der fraglichen Ganglien schädigt. Man könnte ferner einwenden, dass durch die Reizung der Schenkelhaut auf reflectorischem Wege

eine Anzahl derjenigen Muskeln in krampfhafte Thätigkeit gesetzt wird, welche beim Reflexquaken gleichzeitig mitwirken. Sie werden durch diesen Reflexact erschöpft und können für einige Zeit nicht mehr so leicht functioniren, daher bleibt das Quaken aus. Für diese Annahme spräche auch der Umstand, dass der Frosch mitunter nach intensiver Reizung des Schenkels jenen oben erwähnten Schmerzensschrei ausstösst, also wirklich die Stimmmuskeln stark gebraucht. Aber dieser Schmerzensschrei wird verhältnissmässig selten gehört, während die Unterdrückung des Reflexquakens ganz regelmässig eintritt. Ausserdem scheint es bei der langen Dauer der Unterdrückung kaum denkbar, dass sie veranlasst sein sollte durch Muskelerschöpfung. Schnürt man z. B. einem des Grosshirns beraubten Frosch, bei welchem der Quakversuch gut gelingt, die Unterschenkel zusammen und lässt die Ligatur liegen, so werden die auf diesen mächtigen Reiz folgenden unregelmässigen Muskelbewegungen nur ganz kurze Zeit dauern, worauf das Thier sich wieder ruhig verhält. Der Quakversuch wird indess, wenn die Ligatur nicht abgenommen wird, noch Minuten lang nachher im Stich lassen.

Auf Grund dieser Erörterungen darf man behaupten, dass die Unterdrückung des Reflexes wahrscheinlich auf dem Wege des unmittelbaren Nerveneinflusses vor sich geht. Mag der Weg, auf welchem dieser Nerveneinfluss zu dem Reflexcentrum gelangt, so verwickelt sein wie er wolle, wir werden das Ende der von ihm zurückgelegten Bahn immer in einer Faser zu suchen haben, die unmittelbar in Verbindung tritt mit unserem Reflexcentrum. Wir waren hiernach berechtigt, in dem Schema eine Faser *d* zu zeichnen, auf deren Bahn die störende Erregung in das Reflexcentrum *C* hineinbrechen kann. Die Erregung, welche auf der Bahn *d* eindringt, kann ihrerseits eine Reflexerscheinung veranlassen, indem von dem Centrum *C* aus andere centrifugal leitende Ausläufer in Thätigkeit versetzt werden, z. B. die Faser *w*. Es können auch vielleicht in Folge der neuen Erregung viele der in *m* vereinigten Fasern noch stärker in Thätigkeit kommen als zuvor, aber in anderer Anordnung und demgemäss mit einem abwei-

chenden äusseren Erfolge. Dann ertönt etwa jener Reflexschrei statt des Reflexquakens. Aber selbst wenn die nun hinzukommende Erregung ihrerseits keinen Reflex auslöst, weil sie an sich nur schwach ist, wird sie doch im Stande sein, die volle Erregbarkeit des Centrums für den ursprünglichen Reiz etwas abzustumpfen, d. h. den früher regelmässig arbeitenden Reflexmechanismus zu hemmen. In ähnlicher Weise, wie ich dies soeben für eine von den hinteren Gliedmaassen kommende Erregung ausgeführt habe, werden, wie ich schon im ersten Abschnitt erwähnte, auch Erregungen, die vom grossen Gehirn ausgehen, hemmend wirken können auf den Quakmechanismus. Gesetzt ich streichele einem unversehrten Frosch über den Rücken, so wird das Thier mich erblickend in eine grosse Furcht versetzt. Mit der Furcht verbindet sich sofort der Entschluss, dem Feinde zu entrinnen. Eine sehr energische Erregung gelangt zu den Centren der Fortbewegung und bricht vermöge der überall zahlreichen Verkettungen der nervösen Centralorgane auch in das Quakcentrum ein, um dort das Zustandekommen des reflectorischen Quakens zu hemmen.

Nach diesem Beispiel wird man leicht ersehen können, wie ich mir die anderen Fälle von Hemmungen der Reflexe deute. Schon im ersten Abschnitt habe ich wahrscheinlich zu machen gesucht, wie das Misslingen des Klopfversuchs bei gleichzeitiger Reizung der äusseren Haut dadurch zu erklären, dass das Centrum für die reflectorische Hemmung der Herzbewegung in der Medulla oblongata durch die von der gereizten Haut aus neu einbrechende Erregung in seiner Fähigkeit, jene reflectorische Hemmung zu bewirken, beeinträchtigt wird.

Wie hier das Zustandekommen des Herzstillstandes verhindert wird durch energische Reizung der Haut, so können andererseits die sonst regelmässig nach Hautreizen eintretenden Reflexbewegungen unterdrückt werden durch einen vorangegangenen anhaltenden Klopfversuch, d. h. durch eine oft wiederholte Reizung der sensiblen Eingeweidenerven.

Schon im Jahre 1862 habe ich einen dahin gehörigen Ver-

such beschrieben*). Ich fand damals, dass man einem Frosch, während man ihm den Bauch mit Schlägen bearbeitet, Essigsäure auf die Haut der Beine pinseln kann, ohne dass das Thier die gewohnten Reflexbewegungen macht. Die Erklärung ist auch hier die gleiche. Heftige Reizung der Bauchnerven führt herbei eine heftige ausgebreitete Erregung der Medulla oblongata, welche zur Folge hat, dass dies wichtigste Nervencentrum für einige Zeit unfähig wird, andere reflectorische Vorgänge zu vermitteln.

Der des gesammten Gehirns beraubte männliche Frosch umklammert den vorgehaltenen Finger. Er lässt ihn meistens wieder los, wenn man die Haut der Arme und des Rückens mit Essigsäure pinselt. Auch hier wird das Centrum des Umarmungskrampfes gelähmt durch den neu einbrechenden Reiz. Hat der Frosch noch das Gehirn, so umarmt er den an die Brust gedrückten Finger nicht, weil das Umarmungscentrum bei ihm in seiner Function gestört wird durch die mächtigeren vom Hirn ausgehenden Erregungen, welche die Centren der Fortbewegung und der Abwehr in Thätigkeit setzen.

Ich will hier noch an eine Beobachtung erinnern, die ich bereits vor längerer Zeit veröffentlicht habe**). Ein geköpfter Frosch wischt bekanntlich sorgfältig die Hautstelle, welche man ihm mit Säure betupft hat, ab. Aetzt man bei einem unversehrten dieselbe Stelle, so wird sich der Frosch in der Regel nicht damit befassen, die betreffende Stelle zu wischen, sondern er springt schleunigst davon. Weshalb kommt das Centrum des Reflexmechanismus, welcher die Wischbewegung vermittelt, hier nicht zur Thätigkeit? Aus demselben Grunde wie vorhin, weil die von dem Centrum der Fortbewegung ausgehenden mächtigen Erregungen überall im Rückenmark das Spiel der kleinen örtlichen Reflexmechanismen stören.

Dieselbe Betrachtungsweise gestattet uns, die von Setschenow beigebrachten Thatsachen mit Zugrundelegung unserer

*) Vgl. die Abhandlung „Vagus und Herz“ im 26. Bande von Virchow's Archiv. Versuch 33.

**) Königsberger medicinische Jahrbücher. Bd. II. S. 200.

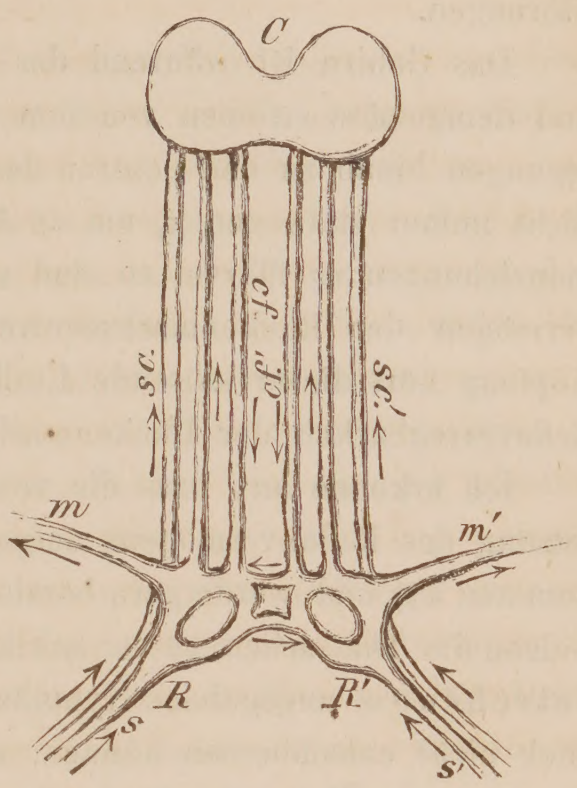
Hypothese zu erklären. Irgend welche Reizung von Querschnitten des Gehirns wird eine Hemmung der Rückenmarksreflexe bewirken können, weil vermöge der Weiterleitung der Erregung zu den Rückenmarkscentren diese eine Verminderung der Erregbarkeit erleiden. Dass eine Reizung von Querschnitten des Rückenmarks nicht dieselbe Wirkung hat, wie die der Thalami optici, beweist weder etwas für, noch gegen das Dasein der Setschenow'schen Hemmungscentren, sondern bestätigt nur die feststehende Thatsache, dass directe örtliche Reizung der grossen Nervencentren an vielen Stellen ganz erfolglos bleibt.

Wenden wir uns zur Besprechung eines anderen Versuchs. Herzen*), Setschenow und ganz neuerdings Nothnagel geben übereinstimmend an, dass das Reflexvermögen des Rückenmarks bei einem geköpften Frosch eine Einbusse erfährt, wenn z. B. ein Nervus ischiadicus stark gereizt wird. Nach Setschenow ist aber unter übrigens gleichen Verhältnissen die Herabsetzung des Reflexvermögens bei Weitem grösser bei einem Thier, welches noch das Gehirn besitzt. Unsere Hypothese lässt sich ohne Schwierigkeit zur Erklärung dieser Thatsache verwerthen.

Wir wollen uns wieder ein Schema zeichnen. R sei ein Centrum im Rückenmark. R' das symmetrische Centrum der anderen Rückenmarkshälfte. In jedem dieser Centren wird durch eine Reizung der sensiblen Fasern s oder s' ein Reflex ausgelöst, welcher sich auf der Bahn der motorischen Fasern m oder m' entladet. Gesetzt nun es werden die sensiblen Nerven s der einen Seite allein gereizt, so wird dadurch erstlich der betreffende Reflexact einseitig ausgelöst. Gleichzeitig aber wird die Erregung in R vermöge der beide Rückenmarkshälften verknüpfenden Bahnen fortgeleitet nach R'. Ferner wird die Erregung von R aus auch nach oben fortgeführt zum Gehirn in C. Das Gehirn wird endlich

*) Herzen, Expériences sur les centres modérateurs de l'action réflexe. Turin, 1864. — Setchenow, Ueber die elektrische und chemische Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Frosches. Graz, 1868. — Nothnagel, Bewegungshemmende Mechanismen im Rückenmark des Frosches. (Centralblatt, 1869. No. 14.)

Fig. 3.



nicht blos durch die zwischen ihm und dem Centrum *R* bestehende Verbindung in Mitleidenschaft gezogen, sondern auch auf dem Wege anderer Nervenbahnen, welche das Centrum *R* nicht berühren, sc. die aber durch denselben Reiz getroffen wurden, wie die Fasern, welche im Centrum *R* aufgehen. Das miterregte Gehirn sendet seinerseits auf centrifugalen Bahnen die Erregung weiter, welche z. B. auf dem Wege *cf'* das Centrum *R* erreicht. Solchergestalt empfängt das Centrum *R'* auf der Bahn der intercentralen Verbindungen, durch welche es mit den anderen Rückenmarkscentren verknüpft ist, zahlreiche Erregungen, welche seine Erregbarkeit für die in ihm selbst abspielenden Reflexacte vermindern. Es ist nach dem Schema nun auch ersichtlich, weshalb nach Abtrennung des Gehirns die Schwächung des Reflexvermögens geringer ausfällt. Es werden dann nämlich die breitesten Bahnen, auf denen dem Centrum *R'* die reflexlähmenden Einflüsse zugehen, abgeschnitten. In unserem Schema z. B. würden dann nur übrig bleiben die Verbindungsbrücken zwischen den beiden Centren *R* und *R'*. Die Erregungen, welche diese zu leiten vermögen, sind nicht so mächtig, und deshalb der reflexhemmende Einfluss, welchen ein Rückenmarkscentrum auf das andere ausübt, verhältnissmässig klein. Am sichersten und regelmässigsten erfüllt ein Centrum eine bestimmte Reflexfunction, wenn aller Zusammenhang desselben mit anderen Centren aufgehoben wird. Je

zahlreicher und ausgedehnter die Verbindungen mit anderen Centren, um so reichlicher ist die Gelegenheit zu hereinbrechenden Störungen.

Das Gehirn ist während des Lebens in stetiger Thätigkeit, und demgemäss strömen von ihm aus gleichsam fortwährend Erregungen hinab zu den Centren des Rückenmarks. Sind sie auch nicht immer stark genug, um zu Auslösungen von Muskelzusammenziehungen zu führen, so sind sie doch im Stande, das Reflexvermögen der Rückenmarkscentren zu schwächen. Nach der Köpfung hört dieser störende Einfluss des Gehirns auf, und die Reflexerregbarkeit der Rückenmarkscentren scheint erhöht.

Ich erkenne an, dass die von mir zur Deutung der Herabsetzung des Reflexvermögens aufgestellte Hypothese sehr unvollkommen ist, und werde gern bereit sein, eine andere anzunehmen, welche die Thatsachen besser erklärt. Zu dem Auswege, die von Setschenow angegebene Hypothese weiter auszubauen, habe ich mich nicht entschliessen können, weil es mir scheint, dass man, um die ganze Reihe der Thatsachen mit Setschenow zu deuten, eine wahrhaft erdrückende Menge von Hemmungscentren annehmen müsste.

Ich will ein Beispiel anführen, wohin es bringt, wenn man für jede Hemmung eines Vorganges ein Hemmungscentrum verantwortlich macht. Viele gefallen sich darin, zur Erklärung mancher Versuche, die sich viel einfacher auf andere Weise deuten lassen, hemmende Centra im Herzen anzunehmen. Das wären Hemmungscentra erster Ordnung. Das Herz wird in Stillstand versetzt durch Vermittelung der Vagusnerven von der Medulla oblongata aus; also sitzt auch in dem verlängerten Mark ein Hemmungscentrum für das Herz, das wäre das Hemmungscentrum zweiter Ordnung. Es kann aber, wie ich gezeigt habe, diese auf reflectorischem Wege erzeugte Hemmung wieder aufgehoben werden, wenn man die Haut der Extremitäten stark reizt. Dazu brauchen wir wieder ein Hemmungscentrum dritter Ordnung, um das Hemmungscentrum zweiter Ordnung zur Unthätigkeit zu bringen, damit aus einer Hemmung der Hemmung wieder Bewegung

werde. Wer würde an solcher Theorie Geschmack finden, und doch werden wir dahin gedrängt, wenn wir zu leicht hemmende Centralorgane construiren.

Die Erklärung, welche Herzen und Schiff von den Hemmungen der Reflexe gegeben haben, hat in manchen Punkten Aehnlichkeit mit der von mir aufgestellten Hypothese. Auch Herzen meint, dass jede starke Erregung sensibler Nerven die Reflexerregbarkeit der Nervencentren deshalb herabsetze, weil die sich ausbreitende Erregung eine Erschöpfung jener bewirke. Dagegen scheint mir Herzen's Deutung der Erscheinungen an Thieren mit verstümmelten Nervencentren wenig glücklich. Er sagt, die Reflexe bei geköpften Thieren sind deshalb lebhafter, weil der Reiz sich über ein geringeres Volumen von centraler Nervensubstanz ausbreiten kann und daher mächtiger einwirkt. Als Stütze hierfür giebt er an, dass nach Durchschneidung des Rückenmarks das Reflexvermögen auch in dem mit dem Gehirn zusammenhängenden Theil desselben erhöht wird. Die von mir gefundenen Versuche sprechen nicht dafür. Ein Frosch, welchem man blos das Rückenmark durchschneidet, wird deshalb den vorgehaltenen Finger nicht umklammern, während er dies sofort thut, wenn man das Gehirn abtrennt. Auch der Quakversuch gelingt bei einem Frosch mit durchschnittenem Rückenmark durchaus nicht besser, als bei einem ganz unversehrten Thier.

IV.

Ueber den Sitz der Seele des Frosches,

nebst

Untersuchungen über das Centrum der Erhaltung des Gleichgewichts und das Centrum der Fortbewegung.

Wenn ich eine Abhandlung „über den Sitz der Seele des Frosches“ dem Leser darbiete, so hätte ich zunächst die Pflicht mich darüber zu äussern, was ich unter Seele des Frosches verstehe. Mit dem Worte Frosch verknüpft jeder eine klare Vorstellung, aber nicht mit dem Worte „Seele“. Wählte ich statt des Wortes „Seele“ etwa die Ausdrücke „Sensorium“ oder „psychische Functionen“, so hätten diese Fremdwörter nicht deutlicher gemacht, was ich sagen wollte. Der Versuch, eine philosophische Definition des Begriffes „Seele“ zu geben, würde, fürchte ich, auch keine Klarheit schaffen, da sich sogleich herausstellen würde, dass dieser Begriff sehr schwer zu umgrenzen ist. Somit verzichte ich lieber auf weitläufige Worterklärungen und will nur kurz angeben, welchen Gang ich bei den nachstehenden Untersuchungen eingeschlagen habe.

Wir sehen, dass der Frosch sich im Freien zu Wasser und zu Lande in einer Weise hin und her bewegt, welche wir nicht voraus zu bestimmen vermögen, und die wir deshalb willkürlich nennen. Wir wissen, dass das Thier bei der Annäherung des Menschen sich schleunigst davonmacht, und sagen, dass er Furcht verräth. Der Frosch weiss die Beute, welche ihm zur Nahrung dient, mit Geschick zu erhaschen. Er sucht, wenn der Sumpf, der ihm zur Wohnung diente, eintrocknet, einen anderen auf, der noch Wasser enthält. An warmen Abenden hören wir ihn mit seinen Genossen ein Quakconcert anstimmen und denken uns dabei, dass es ihm gemüthlich ist im lauen Wasser. Wird ein Frosch eingefangen und in einen Behälter gesperrt, so weiss er

jede Lücke, die sich ihm etwa zum Entrinnen darbietet, zu benutzen und entflieht. Aus diesen und anderen Beobachtungen schliessen wir mit Recht, dass der Frosch eine Seele besitzt. Dabei verhehlen wir uns aber nicht, dass das, was wir beim Frosch Seele nennen, ungeheuer weit absteht von dem Seelenvermögen der höheren Thiere oder gar des Menschen.

Der Frosch empfindet es sicher nicht als ein trauriges Schicksal, dass er über die Hälfte seines Daseins in unserem Klima unter der starren Eisdecke verschläft. Er beklagt sich auch schwerlich zu seinen Genossen darüber, wenn die Mücken in diesem Jahre schlecht gerathen sind. Das Maass von Einsicht oder Ueberlegung, was wir dem Frosch zutrauen dürfen, ist verschwindend gering, so gering, dass man in Verlegenheit kommt, den richtigen Ausdruck für das zu finden, was etwa bei ihm an Einsicht oder Urtheil erinnert. Als Beispiel hierfür theile ich folgende Beobachtung mit:

Der Frosch weiss Insecten und andere kleine Thiere mit grossem Geschick zu ergreifen, indem er sich seiner Beute nähert und die Zunge nach ihr hinschleudert. Man würde aber sehr fehl gehen, wenn man etwa glaubte, dass er irgendwie mit Bewusstsein Körper verschlingt, welche geeignet sind ihm zur Nahrung zu dienen. Setzt man einen Frosch in einen Behälter, und legt man ihm frisch getödtete, bewegungslose kleine Thiere hinein, so wird er niemals eines von diesen verzehren, sondern eher verhungern, als dass er sich an ihnen vergreift. Andererseits schnappt er völlig widersinnig nach sich bewegenden Körpern, die er gar nicht bewältigen kann. Ich setzte z. B. zu einem kleinen Wasserfrosch eine grosse nackte Schnecke, welche weit mehr Körpergewicht hatte als der Frosch. Zuerst verhielt sich letzterer ruhig. Als aber die Schnecke ihre Fühler bewegte, schnappte er nach ihr, natürlich ohne allen Erfolg.

Mögen nun die Seelenvermögen des Frosches so klein sein wie sie wollen, und mag die Ansicht von der Natur der Vorgänge, aus denen wir auf Seele schliessen, noch so verschiedenartig sein, Jedermann muss ein hervorragendes Interesse haben

zu erfahren, welche Körpertheile nothwendig sind, damit jene Thätigkeiten noch zu Stande kommen, als deren Ursache wir Seele annehmen. Mit anderen Worten: Wo ist der Sitz der Seele?

Ein Frosch, welcher in Folge irgend einer verhängnissvollen Begegnung mit einem Storch ein Bein verloren hat, wird noch all' die Lebensäusserungen zeigen, aus welchen wir Seelenvermögen folgerten. Daher werden wir behaupten können, dass im Schenkel nicht der Sitz der Seele zu finden ist. Diese einfache Beobachtung giebt uns auch sogleich die Weisung, wie wir zu verfahren haben, wenn wir erforschen wollen, welcher Körpertheil wesentlich ist für die Aeusserungen der Seele. Wir werden Thiere künstlich verstümmeln müssen. Wir werden genau verzeichnen, welche Lebenserscheinungen die Verstümmelten noch zeigen. Wir werden ihr Gebahren sorgfältig vergleichen mit dem Verhalten unversehrter Thiere; und dann werden wir sagen: weil das Thier die und die Erscheinungen nicht mehr zeigt, deshalb glaube ich, dass es das nicht mehr besitzt, was wir Seele nennen. Es wird den Körpertheil verloren haben, in welchem die Seele wohnt. Nur dann werden wir mit Bestimmtheit unsere Ueberzeugung aussprechen: dies Thierbruchstück hat Seele, wenn es unzweideutige Beweise davon giebt. Wir huldigen damit dem Satz, der die Grundlage aller menschlichen Forschung bilden muss, dass wir nur das für zuverlässig vorhanden ansehen können, dessen Dasein untrüglich bewiesen ist.

Dem Leser wird diese Auseinandersetzung überflüssig erscheinen, aber sie ist es nicht, weil gerade in neueren physiologischen Schriften öfters Behauptungen aufgestellt sind, die nicht bewiesen werden. Dafür wird dem Freunde nüchterner Forschung zugemuthet, er solle die Irrthümlichkeit jener Behauptungen nachweisen. So hat man z. B. verlangt, man solle Gründe dafür angeben, dass ein Thierbruchstück keine Empfindung und also keine Seele hat, während man umgekehrt den positiven Beweis führen soll.

Aber der positive Beweis hat in der That grosse Schwierig-

keiten. Was dem Einen genügen wird, um das Dasein einer Seele anzunehmen, das wird der Andere für eine blosse Maschinenvorrichtung ansehen. Uebereinstimmung in den Ansichten wird auf diesem Gebiete nie zu erzielen sein, weil eben der Begriff Seele kein abgegrenzter ist, sondern in grosser Breite sehr Verschiedenartiges umfasst.

Wie die Sachen liegen, scheint es mir das Richtigste, das Hauptgewicht zu legen auf eine möglichst genaue Schilderung der thatsächlichen Vorgänge. Diese behalten ihren Werth für Jedermann, er mag den Begriff „Seele“ fassen wie er wolle, er mag von der Natur der Seele denken, was er will.

Die Beobachtungen an kranken Menschen sprechen dafür, dass das grosse Gehirn von hervorragender Bedeutung ist für das Zustandekommen der psychischen Functionen. Es fragt sich, wie weit sich am Frosch ähnliche Beobachtungen anstellen lassen. Um diese Frage zu beantworten, galt es die Erscheinungen an Fröschen, denen man das grosse Gehirn genommen hat, genau zu studiren.

Schon im ersten Abschnitt haben wir Vieles erwähnt, was hier von Interesse ist. Wir haben dort auch ein Operationsverfahren kennen gelernt, welches gestattet, den Zusammenhang zwischen dem Grosshirn und dem übrigen Hirn aufzuheben, ohne die Schädeldecken in ausgedehntem Maasse zu zerstören. Dies Verfahren ist sehr brauchbar, wenn es nur darauf ankommt, den Quakversuch zu zeigen. Will man aber allgemeinere Studien machen über das Verhalten von Thieren, denen die Halbkugeln des grossen Gehirns fehlen, so thut man besser, das Schädeldach in grosser Ausdehnung abzutragen, um dann ganz sicher und zuverlässig das Grosshirn vollständig ausrotten zu können. Frösche vertragen auch diese Operation ohne dauernde Störung ihres Wohlbefindens. Mir haben sich folgende Handgriffe dabei bewährt: Ich nehme das Thier in die linke Hand und mache ihm mit Hülfe einer scharfen Scheere einen Kreuzschnitt durch die weichen Kopfbedeckungen. Die vier Lappen werden zurückgeschlagen, so dass das Schädeldach bloss liegt. Dann breche ich mit

mit einer kleinen Knochenkneipzange stückweise das knöcherne Schädeldach so weit fort, dass die obere Fläche des grossen Gehirns vollständig sichtbar wird. Hierauf trage ich mittelst einer scharfen Lanze die Masse des Grosshirns schichtweise vollständig ab, ohne das übrige Gehirn zu zerren. Durch vorsichtiges Abtupfen mit kleinen weichen Schwämmchen macht man sich das Operationsfeld klar und überzeugt sich, ob man das Grosshirn vollständig weggenommen hat. Die Operation ist vollendet. Das aus der Hand entlassene, auf den Tisch gesetzte Thier bleibt ruhig sitzen. Man legt die vier Lappen der weichen Kopfbedeckungen über die Schädellücke. Ihre Ränder liegen so genau aneinander, dass eine Vereinigung durch die Naht nicht nothwendig ist. Binnen weniger Tage verheilen die Wunden, und das Thier unterscheidet sich später von einem ganz unversehrten dem äusseren Anschein nach gar nicht. Bei genauerer Beobachtung sieht man die sich kreuzenden feinen Narbenlinien auf dem Schädel. Will man solche entgrosshirnte Thiere lange am Leben erhalten, so muss man sie regelmässig füttern. Zur Fütterung benutzt man am einfachsten das Fleisch anderer gesunder Frösche, die zu beliebigen anderen Versuchen verbraucht wurden. Man öffnet dem des Grosshirns beraubten das Maul mit einer Pincette und steckt ihm z. B. einen Wadenmuskel oder mehr hinein. So lange er das Maul ganz voll hat, kann er nicht quaken, wenn man ihm den Rücken streicht. Sowie er aber den Bissen verschluckt hat, und die Mundhöhle wieder frei ist, quakt er in bekannter Weise wieder regelmässig. Nimmt man die Fütterung alle paar Tage vor, so gedeihen die Thiere vortrefflich und bleiben beliebig lange brauchbar zur Anstellung der Versuche, die ich alsbald mittheilen werde. Einige Frösche, welche ich im Juli 1868 operirt habe, erfreuen sich jetzt noch des besten Wohlseins, während ich dies niederschreibe, im Mai 1869. Es sind dieselben Thiere, welche ich im September 1868 auf der Naturforscher-Versammlung in Dresden vorgestellt habe. In feuchtes Moos eingepackt hatte ich diese Thiere auf einer mehrwöchentlichen Reise überall mitgeführt. Nachts wurden sie regelmässig in eine Schale mit Wasser

gesetzt. Man füllt das Gefäss nur so weit an, dass der Kopf und ein Theil des Rückens des sitzenden Thieres aus der Flüssigkeit herausragen. Selbstverständlich muss man das Wasser recht oft erneuern, wenn man die Thiere lange am Leben erhalten will.

Ein des Grosshirns vollständig beraubter Frosch bleibt sich selbst überlassen ruhig auf der Stelle, auf die man ihn gesetzt hat. Zeichnet man einen Kreis mit Kreide auf den Tisch und bringt das Thier innerhalb desselben, so wird man es nach 24 Stunden zusammengetrocknet noch an demselben Platze vorfinden. In manchen Fällen hatte es zwar den Platz verlassen, war aber in unmittelbarer Nähe, so dass es nur eine Ortsveränderung um wenige Zoll zurückgelegt hatte. Dies war namentlich dann der Fall, wenn ich das Thier den Strahlen der sommerlichen Sonne aussetzte. Die schnelle Austrocknung, die dann vor sich geht, regt das Thier nach einiger Zeit zur Fortbewegung des ganzen Körpers an, aber durch diese Fortbewegung wird kein bestimmtes Ziel erreicht. Man kann nicht angeben, dass das Thier etwa den Schatten oder einen feuchten Raum aufsucht Es kommt wie gesagt höchstens dazu, dass der Frosch seinen Bannkreis verlässt und wenige Zoll weiter gelangt. Dieser Mangel an sogenannter freiwilliger Fortbewegung ist das wichtigste Merkmal, wodurch sich das des Grosshirns beraubte Thier von einem unversehrten unterscheidet. Sieht man, dass der Frosch nach der Operation noch selbständige Fortbewegungen des gesammten Körpers ohne nachweisbare Veranlassung ausführt, so kann man sicher sein, dass die Operation nicht geglückt ist, dass man einen Rest des grossen Gehirns zurückgelassen hat. Zeigt das verstümmelte Thier Drehbewegungen, so liegt dies meistens daran, dass man auf beiden Seiten nicht gleichmässig operirt hat. Oft hören die Drehbewegungen nach kurzer Zeit auf, und das Thier wird brauchbar zu den später mitzutheilenden Versuchen. Dauert die Neigung zu Drehbewegungen fort, so ist der Frosch zu diesen Versuchen natürlich nicht geeignet.

Der des Grosshirns beraubte Frosch bleibt also für gewöhnlich stumpf und regungslos sitzen. Wie bereits im ersten Abschnitt mitgetheilt ist, giebt er von selbst auch nie einen Laut von sich, sondern quakt nur, wenn seine Rückenhaut berührt wird. Er verharrt in Ruhe, wenn man hinter ihm ein knallendes Geräusch hervorbringt. Ebensowenig stört es ihn, wenn sich ihm ein Mensch von vornher langsam nähert. Man kann ihm den Finger dicht an's Auge halten, ohne dass er sich rührt.

Unversehrte Frösche werden bekanntlich in sehr merkwürdiger Weise durch die rothe Farbe angelockt. Knaben machen sich dies zu Nutze, indem sie Stückchen von rothem Zeuge auf Angelhaken stecken. Die Frösche shhnappen nach dem rothen Stoff und werden gefangen. Ich versuchte, welchen Eindruck die rothe Farbe auf den des Grosshirns beraubten Frosch machen würde. Er blieb vollständig regungslos sitzen, als ich Tuchstückchen von brennendrother Farbe an seinen Augen vorbeiführte.

Hierauf versuchte ich, wie sich das verstümmelte Thier gegen lebende Insecten verhalten würde. Ich brachte ihn in eine Glasglocke, in die ich eine Menge Käfer, Fliegen und andere Insecten eingesperrt hatte. Der Frosch hatte seit mehreren Wochen keine Nahrung bekommen. Dennoch machte er keine Bewegung, um die ihm leicht erreichbare Beute zu erhaschen. Eine Fliege kriecht ihm über die Augen, er streift sie ab, ohne ihr ein Leid anzuthun. Ein grosser Käfer macht Anstalten ihm auf den Schenkel zu steigen. Er rückt weiter, um ihn los zu werden, und stösst ihn bei erneuerter Annäherung wie unwillig von sich. Jetzt setze ich zur Vergleichung einen unversehrten hungernden Frosch unter die Glasglocke. Er richtet sofort eine wahre Verheerung unter dem zahlreichen Gethier an. Darauf nehme ich den stumpfsinnigen Genossen heraus und stecke ihm eine Fliege in's Maul. Sie wird regelrecht verschluckt.

Man könnte sich nach den Ergebnissen dieser Versuche zu der Ansicht verführen lassen, dass der des Grosshirns beraubte Frosch blind ist. Flourens u. A. sind dieser Meinung gewesen, haben aber, wie nachher gleich nachgewiesen werden wird, geirrt.

Zunächst noch einige Worte über das Verhalten des verstümmelten Thieres, wenn man seine Körperoberfläche unmittelbar reizt.

Berührt man das Thier irgendwo leise, so macht es meistens gar keine Bewegung. Wird es stärker angefasst, gekniffen oder gestochen, so folgen die bekannten Abwehrbewegungen. Wirkt der Reiz noch kräftiger, so sieht man Fortbewegungen des ganzen Körpers, und zwar ist diese eine kriechende, wenn der Reiz minder mächtig war. Ist der Reiz sehr stark oder wird er oft wiederholt, so springt das Thier in Sätzen davon.

Mitunter kann man die Gesetzmässigkeit, mit der die verschiedenen Bewegungsacte je nach der Stärke des Reizes auf einander folgen, sehr deutlich nachweisen. Berührt man bei dem des Grosshirns beraubten Frosch die Hornhaut des Auges mit einer Staarnadel, so ist die erste und nächste Bewegung, mit der er antwortet, die, dass er das Augenlid schliesst. Wiederholt man mehrmals hinter einander dieselbe Reizung, wobei man nicht Rücksicht darauf nimmt, ob man das Auge selbst oder das Lid trifft, so schlägt das Thier die Nadel mit dem Vorderfusse derselben Seite fort. Das ist die zweite Form der Bewegung, womit er antwortet. Bei fortgesetzter und intensiverer Misshandlung des Auges wendet er den Kopf und den oberen Theil des Rumpfes nach der entgegengesetzten Seite hinüber, und endlich wenn der Reiz oft wiederholt und verstärkt wird, bewegt sich das Thier vom Platze. Nicht immer wird die Reihenfolge dieser vier Bewegungsacte genau eingehalten, aber bei manchen Thieren war die Regelmässigkeit in der Abänderung derselben eine überraschende. Z. B. schlug ein solcher Frosch immer die Nadel mit der Vorderpfote weg, wenn ich ihm das Auge drei Mal berührt hatte. Die beiden ersten Male antwortete er einfach mit Lidschluss.

Die des Grosshirns entbehrenden Frösche sind, da sie ja freiwillige Bewegungen kaum machen, auch nicht im Stande während der Begattungszeit selbständig ein Weibchen aufzusuchen. Wird ihnen ein solches an die Brust gelegt, so geht, wie im zweiten Abschnitt gezeigt wurde, die Begattung vor sich. Es

scheint, als wenn bei denjenigen Männchen, welche lange Zeit vorher verstümmelt wurden, die Brunst nicht eintritt. Wenigstens zeigen die beiden Frösche, welche ich im Juli 1868 operirt habe, jetzt im Mai 1869 keine Neigung, ein ihnen vorgehaltenes trächtiges Weibchen zu umarmen.

Ueberblicken wir die Lebenserscheinungen, welche wir bisher an des Grosshirns beraubten Fröschen aufgezählt haben, so werden wir uns nicht bewogen fühlen können, einem so verstümmelten Thier Seelenvermögen zuzusprechen. Wir halten dabei an dem Grundsatz fest, dass wir positive Beweise für das Dasein der Seele verlangen.

Der Mangel an sogenannten freiwilligen oder spontanen Bewegungen spricht gewiss gegen das Vorhandensein von psychischen Vorgängen. Die Bewegungen, welche das Thier nach Reizungen ausführt, beweisen, soweit wir sie bisher kennen gelernt haben, nichts Bestimmtes für das Dasein einer Seele. Der Frosch macht, je nachdem er gebrannt, gekniffen oder geätzt wird, sehr verschiedenartige Bewegungen, welche fast durchweg den Charakter der Zweckmässigkeit haben. Schärfer in's Auge gefasst lassen diese allerdings sehr verwickelten Erscheinungen immer noch die Möglichkeit zu, sie als Leistungen maschinenartiger Vorrichtungen anzusehen. Dass diese maschinenartigen Reflexeinrichtungen zweckmässig gebaut sind, kann uns nicht wundern. Wenn man nur überhaupt zugiebt, dass nach Reizung sensibler Nerven eine Bewegung ohne Zuthun der Seele ausgelöst werden kann, so wird man auch zugestehen müssen, dass vermöge der Einrichtungen der Nervencentren jede Reflexbewegung genau angepasst sein kann der Natur des Reizes. Auch diejenigen Bewegungen, von welchen wir durch Erfahrung an uns selbst zuverlässig wissen, dass sie unabhängig sind von unserem Willen, sind ja höchst zweckmässig. Wir wollen hier eine Stelle aus Lotze*) entlehnen:

„Gruppenweis zusammengeordnet finden wir combinirte Be-

*) Handwörterbuch der Physiologie. Bd. II S. 195. Artikel „Instinct".

wegungen, die zur Abwehr von Schädlichkeiten dienen sollen, und bei denen eben deswegen die Tendenz zur Bewegung, durch den Reiz veranlasst, so heftig auftritt, dass in den meisten Fällen die Seele sie nicht einmal durch eine willkürliche Gegenbewegung hemmen kann, z. B. Husten, Niesen. Wie wenig die Seele an der zweckmässigen Einrichtung dieser Bewegungen Antheil nimmt, sieht man daraus, dass sie dieselben oft nicht begreift, nachdem sie da sind, noch viel weniger sie erfinden würde. Man frage Jedermann, wie er es anfangen würde, einen fremden Körper aus der Luftröhre zu entfernen. Er wird wahrscheinlich eher auf Tracheotomie rathen als auf Husten.

Daraus und aus der Unwillkürlichkeit des Eintretens können wir schliessen, dass auch diese Bewegungen völlig vorgearbeitete Effecte mechanischer Bedingungen sind, mit denen die Natur, misstrauisch gegen den Erfindungsgeist der Seele, den Körper ausstattete. Wie schlecht würde es in der That um unsere Gesundheit stehen, sollte die Ueberlegung sie vertheidigen und nicht der Mechanismus!“

Ja selbst im Bereich des Pflanzenlebens treffen wir auf Beispiele von Bewegungsvorgängen von einer wunderbaren Zweckmässigkeit*). Der riesige Affenbrodbraum hat ein sehr weiches, wenig tragfähiges Holz. Wenn nun ein Ast besonders reich mit Früchten gesegnet ist, so entsteht die Gefahr, dass der Ast bricht. Die Abhülfe, welche bei uns der Landmann den Obstbäumen schafft, indem er Stützen aufstellt, besorgt sich jener Baum in weit zuverlässigerer Weise selbst. Man sieht nämlich, während die Früchte an Gewicht zunehmen, wie die Dicke des tragenden Astes mehr und mehr wächst. Dies Wachsthum ist aber kein gleichmässiges, sondern genau berechnet nach den besten mechanischen Principien. In unserer Zeit, wo das Holz knapp und theuer wird, weiss der Zimmermann die Masse des Holzes am besten zu verwerthen, indem er schmale Balken anwendet und

*) Göppert, „Ueber die Riesen des Pflanzenreichs“, Heft 68 der von Virchow und Holtzendorff herausgegebenen populären Vorträge, S. 16. Berlin, 1869.

diese auf die hohe Kante stellt. Ganz ähnlich verfährt so zu sagen die Natur beim Affenbrodbaum. Die Aeste, welche viel zu tragen haben, nehmen vorzugsweise in verticaler Richtung an Dickendurchmesser zu. In äusserst zweckentsprechender Weise sehen wir in diesem Falle einen Bewegungsvorgang thätig, um einen drohenden Nachtheil auszugleichen. Besorgt dies Geschäft etwa die Seele des Affenbrodbaumes? Nein, die Zweckmässigkeit ist an sich kein unbedingtes Merkmal dafür, dass eine Thätigkeit von der Seele abhänge.

Die Bewegungen, welche bei entgrosshirnten Fröschen nach Reizungen eintreten, sind genau angepasst dem Orte der Reizung, aber auch der Form der Reizung. Wenn ich eine Hautstelle steche, so schlägt das Thier das stechende Werkzeug mit der Pfote fort, während es die bekannten Wischbewegungen ausführt, wenn man ganz dieselbe Hautstelle mit Essigsäure betupft. Diejenigen, welche aus diesen Thatsachen folgern, dass das Thier Seele haben müsse, sagen: Jene Bewegungen können keine maschinenmässigen sein; denn in beiden Fällen werden dieselben centripetalen Nervenfasern gereizt. Es müsste also auch derselbe Bewegungsvorgang ausgelöst werden. Da dies nicht der Fall ist, so können die betreffenden Bewegungen nicht maschinenmässige sein, sondern müssen vom Willen abhängen. — Das Irrige dieser Herleitung liegt auf der Hand. Wenn auch in beiden Fällen dieselben centripetalen Fasern die Leitung bilden, auf welcher der Erregungsvorgang zu den grossen Nervencentren gelangt, so ist eben dieser Erregungsvorgang doch ein ganz verschiedener. Und verschiedene Erregungsvorgänge werden abweichende Reflexacte auslösen können, ohne dass das Zuthun einer Seele erforderlich ist. Ein Gewehr entladet sich, wenn ich auf die Abzugsfeder drücke; aber doch dann nicht, wenn ich dieselbe Stelle mit Essig bestreiche. Ebenso entladen die Reflexmechanismen in den grossen Nervencentren nur dann ihre Thätigkeit, wenn sie in ganz bestimmter Weise angesprochen werden. Der Nieskrampf, ein zweifelloser Reflexact, entsteht nur in Folge von ganz besonderen Reizungen. Eine Prise Tabak bringt mich zum Niesen; Reiben der

Nasenschleimhaut nimmermehr. In beiden Fällen werden dieselben Fasern erregt, und der Erfolg ist ein ganz verschiedener.

Gegen die Annahme, es könnten alle jene zweckmässigen Bewegungen von Thieren ohne Grosshirn zurückgeführt werden auf maschinenartige Vorrichtungen, hat man ferner eingewandt, dass die Zahl der Mechanismen, die man dann im Gehirn und Rückenmark construiren müsste, wahrhaft endlos wäre. Das gäbe eine so verwickelte Maschinerie, dass man viel einfacher fortkäme, wenn man sich dächte, dass jene Bewegungen von der Seele abhängen. Ueberlegt man aber, so wird man finden, dass man der Annahme einer überaus verwickelten Maschinerie unter allen Umständen nicht entrathen kann. Gesetzt wir stellen uns auf den Standpunkt, dass der Wille jene Bewegungen veranlasst, wie bekommt es der Wille fertig, auf eine Reizung mit Essigsäure eine Wischbewegung, auf einen Stich eine andere Abwehrbewegung folgen zu lassen? Soll der Wille in jedem einzelnen Falle die erforderliche Nerven- und Muskelarbeit vorschreiben, und wie sollte er das wohl anfangen? Der Wille kann ja eben nichts als wollen. Er braucht, damit er That werde, offenbar schon bestehende äusserst verwickelte Maschinenvorrichtungen, die er abspielen lässt. Haben wir aber erst diese unerlässliche Maschinerie, so können wir sie auch arbeiten lassen unabhängig von dem räthselhaften Etwas, was wir Willen nennen.

Gestützt auf solche Betrachtungen glaubte ich mich damit begnügen zu können, den Frosch ohne Grosshirn für ein allerdings überaus verwickeltes System ineinander greifender mechanischer Vorrichtungen zu halten. Bestärkt wurde ich in dieser Ansicht durch eine Autorität wie Flourens*) und so viele Andere, die Alle in den Halbkugeln des grossen Gehirns den ausschliesslichen Sitz der höheren Seelenthätigkeiten suchen. Jetzt bin ich in Folge einer Reihe von Untersuchungen anderer Mei-

*) Flourens, Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux dans les animaux vertébrés. Seconde édition. Paris, 1842. S. 35 u. an anderen Orten.

nung geworden und hege vielmehr die feste Ueberzeugung, dass das, was wir Seelenvermögen nennen, nicht blos Function des Grosshirns sein kann.

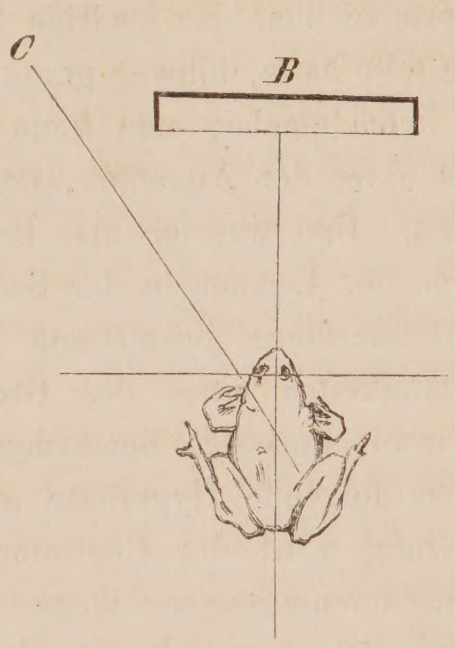
Während Flourens die Thiere mit ausgerottetem Grosshirn für blind erklärt hatte, gaben Andere z. B. Longet und neuerdings namentlich auch Schiff an, dass solche Thiere noch sehen können, dass sie aber das, was sie sehen, nicht mehr verwerthen können zur Bestimmung ihrer Bewegungen. Es galt, wie Funke sich ausdrückt, für eine Thatsache, dass nach Entfernung der grossen Hemisphären alle Zeichen einer bewussten überlegten Reaction auf die höheren Sinnesempfindungen gänzlich wegfallen.

Ich beschloss diese Angaben über das Sehvermögen solcher Thiere zu prüfen, und kam zu dem überraschenden Ergebniss, dass das, was Funke als Thatsache bezeichnet, nur eine Deutung unvollständiger Beobachtungen ist.

Vorhin habe ich geschildert, dass ein Frosch, dem man mit vorsichtiger Erhaltung der Sehnerven das Grosshirn weggenommen hat, keine Furcht verräth, wenn ein Mensch sich ihm langsam nähert, ihm den Finger dicht an's Auge hält und ähnliche nicht zu hastige Bewegungen ausführt, die einen unversehrten Frosch sofort verscheuchen würden. Macht man aber sehr plötzliche schnelle Bewegungen mit der Hand vor seinen Augen, oder kommt man sehr schnell auf ihn zu, so sieht man nicht selten das Thier fortspringen. Durch diese Erfahrung wurde ich zuerst darauf aufmerksam, dass solche Thiere noch sehen können. Allein einen sicheren Beweis dafür lieferte diese Erfahrung nicht; denn es blieb möglich, dass die Thiere nicht durch den jäh auftauchenden Gesichtseindruck, sondern durch den mit der hastigen Bewegung unvermeidlichen Luftzug zum Fortspringen angeregt wurden. Der folgende Versuch aber wird, hoffe ich, Jedermann überzeugen.

Ich machte mir mit Kreide ein Kreuz auf den Tisch und setzte einen des Grosshirns beraubten Frosch so darauf, dass die Mittellinie des Thiers eine Richtung einhielt mit dem einen Kreidestrich, während die Verbindungslinie beider Augen zusammenfiel mit dem anderen Strich. Auf diese Weise ist die Stellung des

Fig. 4.



Thiers auf dem Tisch genau bezeichnet und kann mit Leichtigkeit wieder hergestellt werden, wenn das Thier sich fortbewegt hat. Den Tisch hatte ich so aufgestellt, dass die Augen des Frosches dem hellen Fenster zugewandt waren. In einiger Entfernung vor dem Thier setzte ich einen dunkelen Körper, z. B. ein Buch auf. Hierauf steche ich den wie gewöhnlich regungslos dasitzenden Frosch mit einer Nadel in den rechten Oberschenkel. Nach einigen Abwehrbewegungen und wiederholten Stichen springt oder kriecht das Thier weiter und vermeidet mit Sorgfalt das vorgesetzte Hinderniss, indem es links umgangen wird. Jetzt bringe ich das Thier wieder genau in seine ursprüngliche Stellung auf das Kreidekreuz zurück und stelle das Buch so auf, dass es ein Hinderniss auf der Linie *C* bildet, d. h. auf dem Wege, den der Frosch soeben gewählt hatte. Hierauf reize ich das Thier wiederum genau an derselben Körperstelle, und siehe da, er schlägt nunmehr einen ganz anderen Weg ein. Er wendet sich geradeaus und umkriecht das Hinderniss auf der rechten Seite. Dieser Versuch gelingt stets und überzeugend. Ich habe ihn auf der Naturforscher-Versammlung zu Dresden zuerst in der physiologischen Section gezeigt. Mit Freuden wiederholte ich auf eine an mich ergangene Aufforderung hin nachher in der Section für Irrenheilkunde diesen und die anderen Versuche, und bleibe den dort versammelten Practikern dankbar für das Interesse, das sie meinen Untersuchungen schenkten.

Die Richtung, welche der des Grosshirns beraubte Frosch einschlägt, um das Hinderniss zu umgehen, ist nicht immer dieselbe, aber das augenscheinliche Ziel der Bewegungen des Thieres, nämlich die Vermeidung des Hindernisses, wird immer erreicht. In seltenen Fällen sah ich sogar, dass das Thier, statt das

Hinderniss seitlich zu umgehen, mit einem gut abgeschätzten Sprunge über das niedrige Buch, welches ich ihm in den Weg gestellt hatte, hinwegsprang.

Ich glaube, man kann diese Versuche nicht anders deuten als unter der Annahme, dass ein solches Thier Berechnung besitzt. Und was ich hier Berechnung nenne, das pflegt man als eine der Leistungen der Seele anzusehen. Wollte man dennoch auf allerdings gewaltsame Weise die Ansicht retten, dass alle Thätigkeiten eines des Grosshirns beraubten Thieres als rein maschinenmässige Bewegungen aufzufassen sind, so könnte man etwa folgende Hypothese machen: Nach einer kräftigen Hautreizung wird das Centralorgan der Sprungbewegung auf rein maschinenmässigem Wege in Thätigkeit gesetzt. Die feinere Vertheilung und das Maass der die Richtung des Sprunges bestimmenden Muskelverkürzungen wird aber in jedem Falle geregelt durch die Form des Netzhautbildes. — So künstlich diese Hypothese ist, leistet sie dennoch nicht genug zur Erklärung des Vorganges. Um ihre Mangelhaftigkeit zu beweisen, habe ich folgenden Versuch angestellt:

Ich nähe einem des Grosshirns beraubten Frosch die rechte hintere Gliedmaasse so fest an den Rumpf an, dass sie zur Fortbewegung ganz unbrauchbar wird. Mit diesem Thier nehme ich denselben Versuch vor, den ich eben beschrieb. Auch der den Gebrauch einer seiner wichtigsten Gliedmaassen entbehrende Frosch umgeht kriechend den ihm in den Weg gelegten Körper. Er weiss trotz des störenden Eingriffs in das Getriebe seiner Muskelapparate mit dem Rest der Kräfte, die ihm übrig geblieben, einen bestimmten Zweck, die Vermeidung des Hindernisses zu erreichen. — Es bedarf wohl keiner langen Erörterung, um darzulegen, dass wir in diesem Falle eine Leistung sehen, die auch die denkbar feinste Maschinerie nicht zu vollbringen vermag. Wäre der verstümmelte Frosch eine blosse Maschine, so würden wir in dem zuletzt besprochenen Versuch dieselben Muskeln mit derselben Kraft arbeiten sehen wie beim Thier, welches noch seine vier freien Gliedmaassen hat. In diesem Falle hätte das Thier mit

dem festgenähten Bein nimmermehr seine Aufgabe gelöst. Stelle ich ihm z. B. den Körper so auf, dass das über alle Gliedmaassen gebietende Thier vorzugsweise die rechte hintere Gliedmaasse gebrauchen würde, so müsste der Frosch mit angenähtem Bein, wenn er Maschine wäre, gerade gegen den Körper anrennen. Das thut er aber nicht, indem er sich mit dem rechten Vorderbein fortstemmt und in der stärkeren Benutzung dieses Mittels einen, wenn auch schwachen Ersatz für das gehemmte Hinterbein findet.

Ich kann mir einen fabelhaft verwickelten Mechanismus vorstellen. Ich kann mir denken, dass in einem überaus kleinen Raum eine ungeheure Zahl der feinsten Apparate zusammengedrängt ist, dass z. B. ein ganz kleines, aber äusserst verwickeltes Uhrwerk eine grosse Menge der verschiedenartigsten Melodieen spielt, die da wechseln je nach der Stelle, auf die ich drücke. Aber es übersteigt mein Fassungsvermögen, mir eine Maschine zu denken, die eine Melodie auch dann mit ihren Harmonieen vorträgt, wenn ich einen wesentlichen Theil des gewöhnlich dazu benutzten Räderwerks in seinem Ablauf hemme.

So weiss ich also keinen anderen Ausweg als die Annahme, dass der Frosch ohne Grosshirn noch Seelenvermögen besitzt.

Vielleicht wird Jemand Gefallen daran finden, die eben angeführte Hypothese noch weiter ausspinnen zu wollen, um der Annahme einer Seele zu entgehen. Wie ich es für denkbar erklärte, dass die Sprungmaschinerie des Frosches jedes Mal von selbst regulirt wird durch die Form des Netzhautbildes, so könnte man noch weiter gehen und sagen: Sie regulirt sich ausserdem noch je nach der Natur der an ihr verübten Eingriffe. Wird die hintere Gliedmaasse festgenäht, so führt dieser Eingriff von selbst zu einer vorgesehenen Abänderung in der Arbeit der Maschine, und das Ziel, die Umgehung des Hindernisses, wird erreicht. — Hierauf würde ich antworten, dass ich selbst gar nicht abgeneigt bin, mir den Vorgang in solcher Weise zu zergliedern, dass es aber Missbrauch mit der Sprache treiben heisst, wenn man Etwas,

was solche Selbstregulirung in sich trägt, als Maschine bezeichnen wollte. Ein Körper, der Aehnliches leistet, von dem sagen wir eben, dass er Seelenvermögen besitzt. Ich lehne mich dabei nur an den allgemeinen Sprachgebrauch, der, wie ich glaube, immer noch der am wenigsten trügerische Führer auf diesem dunkelen Gebiete ist. Ueber die Natur dessen, was wir Seele nennen, ist damit gar nichts ausgesagt. Es bleibt Jedem überlassen, sich auch den beseelten Körper als eine Maschine zu denken; das ist dann aber eine Maschine von einer Vollkommenheit, die transscendent ist.

Hiernach scheint es mir nur ein Streit um Worte, ob Jemand den Frosch ohne Grosshirn ein beseeltes Thier oder einen Mechanismus von unbegreiflicher Vollkommenheit nennen will. Mein Standpunkt in dieser schwierigen Frage ist der folgende: In der Forschung müssen wir überall den Satz festhalten, dass das, was geschieht, das unabwendbare Ergebniss des Vorangegangenen ist. Das unumstössliche Gesetz dieses Nacheinander zu ermitteln, ist unsere Aufgabe. Danach bleibt der Gedanke an „Willkür", streng genommen, ausgeschlossen aus der wissenschaftlichen Betrachtung. Nichtsdestoweniger brauchen wir uns nicht zu scheuen, die Ausdrücke der Sprache anzuwenden, welche in Widerspruch stehen mit jenem leitenden Grundsatz. Wir gewinnen dabei den Vortheil, gemeinverständlich zu bleiben. Unseren Zweck zu überzeugen erreichen wir besser, wenn wir möglichst auf sich beruhen lassen, was in das Gebiet des Glaubens gehört, und dagegen allen Scharfsinn darauf verwenden, was eine strenge Beweisführung zulässt.

Nachdem ich einmal die Ansicht gewonnen hatte, dass der des Grosshirns beraubte Frosch noch Seelenvermögen besitzt, war ich bemüht, noch andere Beweise für diese Ansicht herzustellen. Die eben geschilderten Versuche beschäftigten sich mit dem Nachweis, dass das Thier die Gesichtseindrücke mit der feinsten Berechnung zu verwerthen weiss für die Richtung seiner Handlungen. Ich versuchte nun zu ermitteln, ob die durch den Tastsinn erworbenen Eindrücke in ähnlicher Weise benutzt werden. Zu

diesen Versuchen verwandte ich Thiere, welchen ich ausser dem Grosshirn auch die Sehnerven abgeschnitten hatte. Zunächst will ich den folgenden Versuch mittheilen, der zwar selbst nichts dafür beweist, dass die Thiere Seele besitzen, aber an sich nicht ohne Interesse ist und mich zu den anderen Versuchen hinleitete.

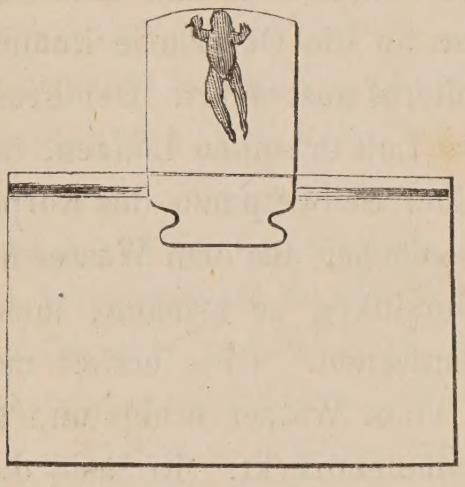
Wie oben geschildert wurde, bleibt ein Frosch ohne Grosshirn in der Regel ruhig sitzen und bewegt sich kaum von der Stelle, wenn er in Gefahr kommt, zur Mumie einzutrocknen. Dagegen springt er alsbald davon, wenn irgendwo seine Haut intensiv gereizt wird. Ich legte mir nun die Frage vor, ob das Thier, wenn es Athemnoth leidet, zur Fortbewegung veranlasst wird. Das einfachste Verfahren, dies durch den Versuch zu erproben, schien zu sein, das Thier unterzutauchen und zuzusehen, ob es nach einiger Zeit von selbst an die Oberfläche kommen werde. Das ist aber nicht ohne Weiteres ausgeführt. Der Frosch birgt nämlich für gewöhnlich so viel Luft in seinen Lungen, dass er im Wasser oben aufschwimmt. Der Schwerpunct des Körpers liegt dabei so günstig, dass die Nasenlöcher aus dem Wasser hervorragen. Um das Thier zum Untersinken zu bringen, musste ich die Luft aus seinen Lungen entfernen. Dies erzielt man, wenn man das Thier mit der Hand unter Wasser bringt und allmälig vorsichtig mit der Hand zusammendrückt. Er lässt dann die Luft aus den Lungen heraus, die aus den Nasenlöchern entweicht und in Blasen aufsteigt. So wie das specifische Gewicht des gesammten Frosches nach Entfernung der Luft grösser geworden als das des Wassers, sinkt das aus der Hand entlassene Thier auf den Boden des Gefässes und bleibt dort in der bekannten hockenden Stellung ohne Athembewegung ruhig sitzen. Zu dem des Grosshirns beraubten Frosch setzte ich einen zweiten, welchen ich nur geblendet hatte. Auch ihm wurde die Luft ausgepresst. Er sank wie der andere auf den Boden des hohen cylinderischen, mit Wasser gefüllten Gefässes. Schon nach kurzer Zeit stieg der geblendete, sein Grosshirn noch besitzende Frosch mit kräftigen Schwimmstössen an die Oberfläche des Wassers empor, um dort lebhaft zu athmen. Sein des Grosshirns be-

raubter Gefährte verharrte noch eine Weile länger auf dem Boden des Gefässes, dann eilte er ganz in derselben Weise an die Oberfläche. Dieser Versuch beweist offenbar, dass das des Grosshirns entbehrende Thier durch Hemmung der Athmung zur Fortbewegung des Körpers angeregt wird. Er beweist indess nicht, dass das Thier Seelenvermögen verräth.

Ueberzeugend in dieser Richtung ist wohl der folgende Versuch:

In ein weites mit Wasser gefülltes Gefäss stülpte ich eine gleichfalls mit Wasser gefüllte Flasche umgekehrt hinein, so dass das Wasser in der Flasche durch den Druck der Atmosphäre gehalten wurde. Durch den nicht zu engen Hals der Flasche steckte ich nun von unten einen geblendeten Frosch hinein, ohne ihm die Luft auszudrücken. Das Thier steigt in der Flasche auf und berührt mit der Nase den Boden der Flasche. Nach einiger Zeit stellt sich das Athmungsbedürfniss bei ihm ein. Er tastet unruhig an den Wandungen der Flasche umher und findet schliesslich immer die Mündung der Flasche, um aus ihr zu entrinnen. Ich prüfte jetzt, wie sich ein grosshirnloser Frosch in ähnlicher misslicher Lage verhalten werde. Der Fall verlief ganz ähnlich. Auch dieser fand nach einigem Umhertasten den Weg.

Fig. 5.



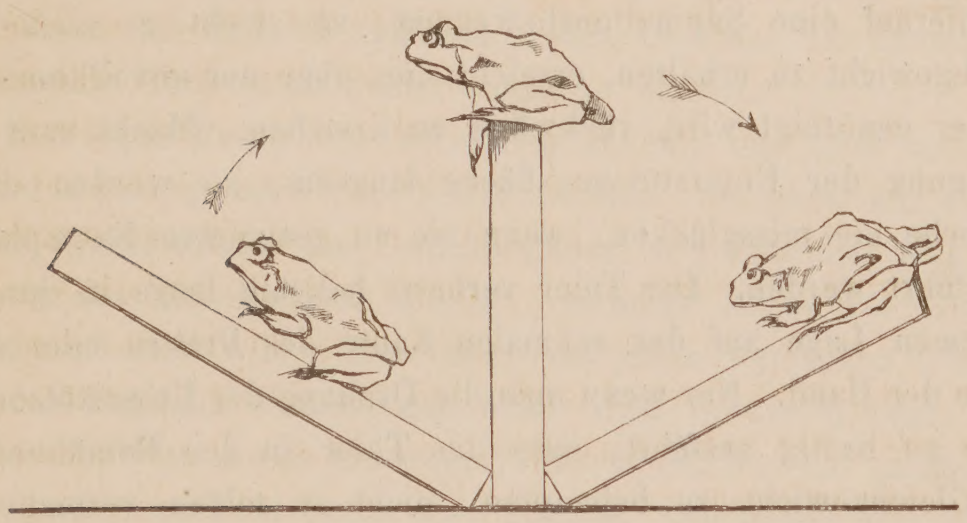
Man sieht, auch bei diesem Experiment entfaltet der Frosch ohne Grosshirn genau dasselbe Maass von Umsicht und Geschick, welches wir dem nicht verstümmelten Thier zusprechen. Ich glaube, dass man auch diesen Versuch kaum anders deuten kann, als mit der Annahme, dass der des Grosshirns entbehrende Frosch Seelenvermögen besitzt, denn eine beliebig verwickelte Maschine würde Aehnliches nicht leisten.

Ich wende mich zur Mittheilung anderer Versuche, welche

mir auch Gelegenheit darboten, auf das Vorhandensein von Seelenvermögen in dem grosshirnlosen Frosch zu schliessen.

Ein solches Thier verräth in verschiedener Beziehung das Bestreben, eine gegebene Stellung zur Aussenwelt festzuhalten. Setzt man den Frosch auf eine Scheibe, welcher man eine kreisförmige Drehung nach rechts ertheilt, so wird er sich fortwährend nach links herum drehen und so die ursprüngliche Lage im Raum behaupten. Ein Thier, dem man das ganze Gehirn weggenommen und nur das Rückenmark gelassen hat, zeigt unter gleichen Verhältnissen keine Drehbewegungen. Das Centralorgan, welches jenei Drehbewegung vorsteht, liegt demnach in irgend einem Theil der Gehirnpartieen, welche zwischen der hinteren Grenze der grossen Hirnlappen und dem vorderen Ende des Rückenmarks gelegen sind.

Fig. 6.



Noch merkwürdiger sind die Bewegungen, welche der Frosch macht, wenn man dem Brett, auf welchem er sitzt, eine Neigung giebt, so dass er in Gefahr geräth, auf der schiefen Ebene hinabzugleiten.

Er bückt dann zunächst den Kopf ganz nach vorn über und nähert dadurch den Schwerpunkt seines Körpers der Unterstützungsfläche. Hebt man das viereckige Brett, auf welchem er sich befindet noch steiler empor, so kriecht er die schiefe Ebene

hinan und setzt sich, wenn das Brett senkrecht auf dem Tische steht, auf die frei emporragende Kante. Fährt man fort in der angedeuteten Bewegung des Brettes, so wird diejenige Fläche desselben, welche zuvor dem Tische zugekehrt war, jetzt nach oben gewandt werden. Der Frosch immer bestrebt, ein Hinabstürzen zu vermeiden, kriecht, sobald die Kante wieder geneigt wird, auf die nach oben gewandte Fläche des Brettes. Es wäre zu weitläufig, alle die feinen geschickten Bewegungen der Gliedmaassen zu schildern, mit Hülfe derer der Frosch oben auf der Kante des Brettes angelangt, bei Hin- und Herbewegung desselben das Gleichgewicht zu behaupten weiss. Eine bequemere Form dieses Versuches, die ich auch auf der Naturforscherversammlung in Dresden ausführte, ist folgende: Ich setze den Frosch auf die flache Hand und führe langsam eine Pronationsbewegung aus. Der Frosch klettert während dessen über die Kante der Hand hinweg und befindet sich nach Vollendung der Pronation auf dem Handrücken. Mache ich hierauf eine Supinationsbewegung, so strebt er auch das Gleichgewicht zu erhalten, erreicht dies aber nur unvollkommen, weil er genöthigt wird, rückwärts zu kriechen. Macht man die Bewegung der Unterstützungsfläche langsam, so werden diese Versuche nie missglücken, wenn sie an geeigneten Exemplaren ausgeführt werden. Das Thier verharrt beliebig lange in der unbequemen Lage auf der schmalen Kante des Brettes oder dem Rande der Hand. Nur wenn man die Drehung der Unterstützungsfläche so hastig ausführt, dass das Thier in den Bemühungen, das Gleichgewicht zu behaupten, nicht zu folgen vermag, so springt es davon. Ich verzichte darauf, andere Abänderungen der gegebenen Versuche mitzutheilen. Das Ergebniss ist überall dasselbe. Der grosshirnlose Frosch weiss mit grossem Geschick selbst in misslicher Lage das Gleichgewicht festzuhalten. Zur Ausführung der eben geschilderten Balancirkünste braucht das Thier nicht das Sehvermögen. Ein Frosch, dem man ausser dem Grosshirn auch noch die Augen genommen hat, verfährt genau ebenso wie das sehende Thier. Ganz unversehrte Thiere eignen sich natürlich zu vergleichenden Versuchen nicht, weil sie schleu-

nigst die Flucht ergreifen. Dagegen macht ein geblendeter Frosch, der das ganze Gehirn besitzt, genau dieselben Künste und unterscheidet sich also, was die Fähigkeit, das Gleichgewicht zu erhalten anlangt, in Nichts von einem Thier ohne Grosshirn. Hierin ändern auch nichts störende Eingriffe in den Mechanismus der Gliedmaassen des Thieres. Ich habe einem geblendeten Frosch, ähnlich wie bei den Versuchen über das Sehvermögen, eine hintere Gliedmaasse an den Rumpf genäht, und wiederholte mit ihm die Balancirkünste. Er wusste auch mit diesem beschränkten Gebrauch seiner Gliedmaassen das Gleichgewicht zu behaupten. Hierauf lähmte ich bei einem zuvor des Grosshirns beraubten Frosch in derselben Weise die Thätigkeit des einen Beines. Das Thier verrieth genau dasselbe Maass von Geschick, mit den ihm gelassenen Muskelkräften mit Erfolg das Gleichgewicht zu behaupten, wie der das Grosshirn besitzende Frosch.

So haben wir also neue Beobachtungen gesammelt, die sich unbefangen nur dadurch erklären lassen, dass das des Grosshirns entbehrende Thier noch Seelenvermögen äussert.

Die letzte Reihe von Versuchen scheint mir aber auch in anderer Richtung noch von Werth zu sein. Sie giebt uns einige Winke über die Lage des Centralorganes, von dem die feine Anpassung der Bewegungen abhängt, vermöge deren das Gleichgewicht erhalten wird. Man muss aus jenen Versuchen folgern, dass das fragliche Centralorgan hinter dem Grosshirn liegt. Wo ist nun der Sitz dieses Centrums? Es liegt, wie ich glaube, in den sogenannten Lobi optici des Frosches, welche den Vierhügeln (Corpora quadrigemina) der höheren Thiere entsprechen. Ich schliesse das aus folgenden Versuchen:

Nimmt man einem Frosch ausser dem Grosshirn auch noch die Thalami optici und die Vierhügel, so dass man von den grossen Nervencentren nur das Kleinhirn, das verlängerte Mark und das Rückenmark übrig lässt, so wird das Thier wie bekannt, sich noch kräftig fortbewegen. Es springt oder kriecht, wenn intensiv gereizt, lebhaft von dannen, aber die Sprungbewegung ist plump und unbeholfen. Schon die gewöhnliche Haltung des

Thiers beim Sitzen scheint indess dafür zu sprechen, dass die Lage des Körpers nicht sorgfältig geordnet wird. Das Thier setzt die Pfote häufig nicht mit der Sohle, sondern mit dem Rücken auf und lässt dieselbe in dieser Stellung. Ferner hält es den Kopf fortwährend nach vorn übergebeugt und lässt den Bauch auf der Unterstützungsfläche in grösserer Ausdehnung aufliegen, als dies ein blos des Grosshirns beraubter Frosch thut. Macht man mit einem solchen Thier die oben geschilderten Versuche über das Gleichgewicht, so zeigt es sich, dass das Thier sich nicht bemüht, das Gleichgewicht zu erhalten. Neigt man die Fläche auf der es ruht, so stürzt es wie ein Mehlsack herab. In ähnlicher Weise negativ fallen die beschriebenen Versuche auch dann aus, wenn man, ohne das Gehirn wegzunehmen, blos die Vierhügel von oben her durch wiederholte Einschnitte zerstört.

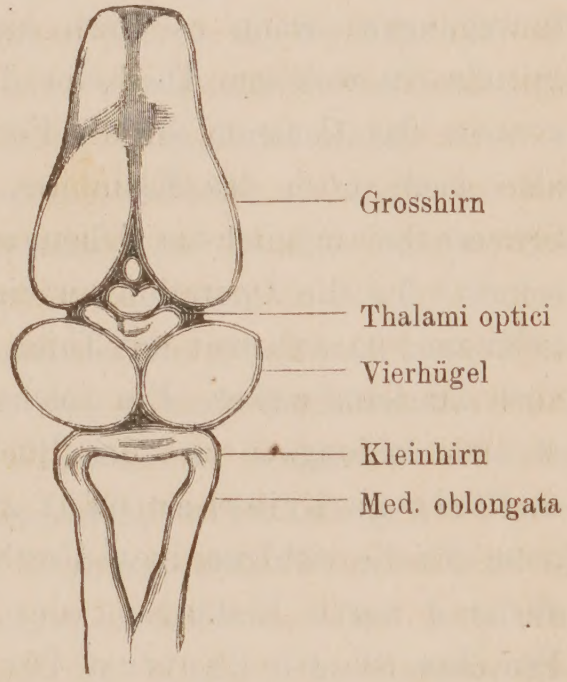
Damit die in den Vierhügeln gelegenen Centren für die Erhaltung des Gleichgewichts mit Erfolg thätig sein können, bedürfen sie der durch den Tastsinn der Haut vermittelten Erregungen. Die Fähigkeit das Gleichgewicht zu behaupten, geht daher sogleich verloren, wenn man dem Thier z. B. die Haut von den hinteren Gliedmaassen abzieht.

Ein Thier, dem man ausser dem Grosshirn auch noch die Vierhügel weggenommen hat, lagert wie oben geschildert seine Gliedmaassen nicht mehr so sorgfältig, wie der Frosch, der noch die Vierhügel hat. Das Thier, welches nur noch das Kleinhirn, das Rückenmark und das verlängerte Mark besitzt, unterscheidet sich aber noch wesentlich dadurch von einem Frosch, der nur das Rückenmark sein eigen nennt, dass es die Bauchlage inne zu halten bestrebt ist. Dreht man ihn so um, dass er mit dem Rücken aufliegt, so dreht er sich alsbald in die Bauchlage zurück. Dagegen bleibt ein geköpfter Frosch ruhig auf dem Rücken liegen und dreht sich nie von selbst in die Bauchlage zurück. Schon vor einer Reihe von Jahren habe ich auf diesen wichtigen Umstand aufmerksam gemacht*). Erschwert man diese Drehbewe-

*) Vgl. Königsberger med. Jahrbücher. Bd. II. S. 194.

gungen, indem man z. B. eine hintere Gliedmasse an den Rumpf festnäht, so wird der des Grosshirns beraubte Frosch dennoch mit zweckentsprechender Verwendung der ihm gebliebenen Hülfsmittel die Bauchlage gewinnen. Er entwickelt auch hierbei genau dasselbe Maass von Geschick wie der unversehrte Frosch. Weniger leicht wird es unter erschwerenden Umständen dem der Vierhügel beraubten Frosch, die Rückenlage in die Bauchlage zu verwandeln, aber auch seine Bewegungen lassen sich in diesem Fall nicht anders deuten, als durch ein Hinarbeiten auf einen bestimmten Zweck mit Benutzung aller zu Gebote stehenden Mittel.

Fig. 7.



An dieser Stelle füge ich wohl am passendsten noch die Behandlung einer andern Frage an, wenn sie auch keine unmittelbare Beziehung hat zu der Frage nach dem Sitz des Organs für die psychischen Functionen. Ich habe soeben ausgeführt, dass ein Frosch mit Hirn sich von einem solchen, der bloss das Rückenmark hat, dadurch unterscheidet, dass dieser in die Rückenlage gebracht sich nicht mehr in die Bauchlage von selbst zurücklegt. Ein weit wesentlicherer Unterschied aber besteht darin, dass der enthirnte oder enthauptete Frosch nicht mehr im Stande ist, Kriech- oder Hüpfbewegungen zu machen. Zwar kann man auch an enthaupteten Thieren nach kräftigem Reize wahrnehmen, dass durch ein plötzliches ruckweises Ausstrecken der Hinterbeine der ganze Körper von der Stelle gerückt wird, allein die genauere Beobachtung lehrt, dass dieses keine wohlgeordnete Sprungbewegung ist. Diese Ansicht, die ich gelegentlich bereits früher ausgesprochen habe*),

*) Vgl. Königsberger med. Jahrbücher. Bd. II. S. 195.

ist auch von Schiff u. A. geäussert worden. Man hat für sichergestellt angenommen, dass Fortbewegungen des gesammten Körpers nur von solchen Thieren vorgenommen werden können, welche die Medulla oblongata besitzen. Wie ich sogleich zeigen will, ist diese Lehre ungenau. Um zu erforschen, von welchem Abschnitt des Gehirns die geordnete Fortbewegung abhängt, trennte ich bei einem Frosch das Gehirn durch einen queren Schnitt, welcher zwischen dem Kleinhirn und den Vierhügeln angelegt wurde. Das Thier, welches ausser dem Kleinhirn dann noch die Medulla oblongata und das Rückenmarks besitzt, ist wie oben mitgetheilt wurde, zwar nicht mehr fähig das Gleichgewicht zu behaupten, macht aber noch Kriech- oder Hüpfbewegungen, wenn es stark gereizt wird. Es galt nun zu ermitteln, in welchem Theil der dem Frosch verbliebenen Nervencentren das Centrum für die Fortbewegung liegt. Ich nahm ihm also auch noch das Kleinhirn, welches ich mit sehr scharfer Scheere bei möglichster Schonung der Medulla oblongata herausschnitt. Ist die Operation an einem lebenskräftigen Frosch glatt gelungen, so athmet das Thier nachher sehr regelmässig, wenn auch langsam weiter. Ein solcher Frosch, welcher nur noch die Medulla oblongata und das Rückenmarks besitzt, ist nun ganz unfähig zu kriechen oder zu springen. Er hat das Centrum für die wohlgeordnete Fortbewegung des gesammten Körpers verloren durch Einbüssung des Kleinhirns. Das Kleinhirn des Frosches ist also Centrum für die Fortbewegung des gesammten Körpers. Man kann diesen Satz durch die verschiedenartigsten Reizversuche erhärten. Am überraschendsten macht sich folgender Versuch. Man setze einen Frosch, welchem man von den Nervencentren bloss das Rückenmark und verlängerte Mark gelassen hat, in eine flache Schale und pinsele dem Thier an vielen Stellen der Haut Essigsäure auf. Man sieht die wildesten und mannigfaltigsten Wisch- und Reibebewegungen, aber das Thier verlässt nicht seinen Standort.

Setzt man ein solches Thier in ein flaches Gefäss, welches concentrirte Kochsalzlösung enthält, so wird er ähnliche wilde

Wischbewegungen machen, aber nicht durch einen Satz dem peinigenden Bade zu entrinnen vermögen.

So haben wir also eine Reihe sehr wichtiger Merkmale kennen gelernt, aus welchen man sichere Schlüsse machen kann, auf die Natur der vorhandenen Verletzungen des Frosch-Gehirns. Gesetzt, jemand übergebe mir einen männlichen Frosch mit der Bemerkung, dass demselben das Gehirn durch einen queren Schnitt vollständig durchgetrennt ist, so kann ich, ohne das Gehirn anzusehen, aus dem Verhalten des Thieres mit ziemlicher Genauigkeit angeben, an welcher Stelle der Schnitt gemacht ist. Das Reagens gleichsam auf Gehirn ist die Prüfung, ob sich das Thier, auf den Rücken gelegt, noch in die Bauchlage zurückdreht. Macht er gar keine Anstrengungen dazu, so liegt der Schnitt hinter der Medulla oblongata, oder wenigstens hinter dem physiologisch viel wichtigeren vorderen Drittel derselben. Gesetzt aber, er bringt sich in die Bauchlage zurück, so werde ich das Thier erst eine Zeit lang ruhig beobachten. Macht es ohne nachweisbare Veranlassung freiwillige Bewegungen, so bin ich sicher, dass der Schnitt nicht das ganze Grosshirn abgetrennt hat. Bleiben die freiwilligen Bewegungen aus, so unterwerfe ich das Thier den Gleichgewichtsversuchen. Führt er die Seiltänzerkünste auf der Kante des Brettes untadelhaft aus, so bin ich gewiss, dass er noch im vollen Besitz der Vierhügel ist. Dann wird auch der Quakversuch mit ihm gelingen. Dafern er gar kein Bestreben zeigt, das Gleichgewicht zu erhalten und auch nicht quaken will, muss der Schnitt entweder die Vierhügel selbst getroffen haben, oder hinter sie gefallen sein. Dann setze ich ihn in ein Kochsalzbad. Springt er alsbald heraus, so besitzt er mindestens noch das Kleinhirn und der Schnitt muss vor diesem angelegt sein. Bleibt er in dem quälenden Bade sitzen, so hat er das gesammte Centrum der Fortbewegung eingebüsst, und der Schnitt muss hinter dem Kleinhirn liegen. Umklammert er blindlings den vorgehaltenen Finger, so ist das ganze eigentliche Gehirn fortgeschnitten. Das wären Andeutungen einer Symptomatologie der Verletzungen des Froschhirns.

Oben wurde nachgewiesen, dass das Kleinhirn des Frosches ein Centrum der Fortbewegung des ganzen Körpers ist. Damit ist aber nicht gesagt, dass es das ausschliessliche Centrum für diese Function bildet, sondern nur, dass weder die Medulla oblongata noch das Rückenmark ein solches Centrum enthalten können. Dagegen haben die vor dem Kleinhirn gelegenen Hirntheile auch die Fähigkeit, unabhängig vom Kleinhirn Fortbewegungen des gesammten Körpers zu veranlassen. Legt man nämlich bei einem Frosch das Gehirn bloss und entfernt man mit grösster Vorsicht nur das kleine Gehirn, während man die Umgebung möglichst schont, so verliert der Frosch keineswegs das Vermögen sich fortzubewegen, aber die Bewegungen haben dann nicht das Wohlgeordnete der Bewegung unversehrter Thiere, sondern einen eigenthümlich schwankenden, unsichern Charakter, wie dies Flourens richtig auf Grund ähnlicher Erfahrungen bei höheren Thieren beschrieben hat. Hiernach darf man vermuthen, dass das Centrum der Fortbewegung ausser in dem Kleinhirn auch noch in dem benachbarten Theil der Vierhügel des Frosches gelegen ist. Hiermit stimmt es sehr gut, dass, wie mir Professor Stieda aus Dorpat mittheilte, die anatomischen Verbindungen zwischen diesen beiden Hirnabschnitten des Frosches sehr innige sind. Da die Kriech- und Hüpfbewegungen nach Entfernung der Vierhügel noch sehr regelmässig zu Stande kommen, während diese Bewegungen nur sehr unsichere und schwankende sind nach Zerstörung des Kleinhirns, so darf man schliessen, dass das Kleinhirn als Centrum für die Fortbewegung von weit grösserer Bedeutung ist als jene anderen Hirntheile.

Nach Entfernung des Kleinhirns und Schonung der übrigen Nervencentren, sah ich regelmässig noch eine merkwürdige Erscheinung. Das Thier bekommt einige Minuten nach der Operation eine auffallende Buntscheckigkeit der Haut. Es erscheint z. B. rechts von der Mittellinie des Rückens in der Höhe der vorderen Gliedmaassen ein ganz heller Fleck, während die symmetrisch gelegene Hautstelle links dunkel bleibt. Dafür tritt weiter nach

hinten links ein heller Fleck auf, während die entsprechende Stelle rechts dunkel bleibt. Nach den Untersuchungen v. Wittich's*) würde sich das örtliche Hellerwerden erklären durch eine Contraction der Pigmentzellen. v. Wittich sah nach electrischer Reizung von Nervenstämmchen die Haut in entsprechender Ausdehnung hell werden. Demnach wird man annehmen können, dass durch die Exstirpation des Kleinhirns gewisse Nerven, welche Einfluss haben auf die Zusammenziehung der Pigmentzellen, gereizt werden. Für diese Deutung der Erscheinung als Folge einer Reizung spricht auch der Umstand, dass die Buntscheckigkeit der Haut nach einiger Zeit wieder verschwindet. Merkwürdig bleibt es, dass die Hautgebiete, deren Pigmentzellen eine Reizung erfahren, so bunt durcheinander gewürfelt sind. Bei Verletzung anderer Hirnabschnitte habe ich Aehnliches nicht gesehen.

Wir kehren zurück zu der Frage nach dem Sitz der Seele. Wir haben gesehen, dass ein Frosch ohne Grosshirn unter verschiedenen schwierigen Verhältnissen gewisse Zwecke mit geschickter Benutzung der ihm zu Gebote stehenden Hülfsmittel mit ebensoviel Erfolg zu erreichen weiss, wie der unversehrte Frosch, und wir haben aus diesen Beobachtungen geschlossen, dass das verstümmelte Thier noch Seelenvermögen besitzt. Dieselben Versuche lehrten uns andererseits, dass er erhebliche Einbusse an Seelenvermögen erlitten hat. Ich erinnere daran, dass der des Grosshirns beraubte Frosch sich in der Regel freiwillig nicht von der Stelle bewegt, dass er nicht im Stande ist, von selbst Nahrung aufzunehmen, dass er keine Furcht verräth beim Anblick eines langsam sich nähernden Menschen. Was das verstümmelte Thier an Seelenvermögen verloren hat, das wird Function des Organs sein müssen, das ihm geraubt ist. Das Grosshirn, das ihm fehlt, ist der Sitz von Seelenvermögen, wie ja allgemein zugegeben wird. Da nun ausserdem die hinter dem Grosshirn gelegenen Hirntheile Seelenvermögen besitzen, so folgt unmittelbar, dass das Organ, welches die Functionen ausübt, aus welchen wir auf

*) Müller's Archiv. 1854.

Seelenvermögen schliessen, kein engbegrenztes ist. Durch theilweise Verstümmelung dieses Organs gehen gewisse Seelenvermögen verloren, während andere erhalten bleiben. Mit anderen Worten, das was wir gewöhnlich Seele nennen, ist theilbar wie das Organ, durch dessen Thätigkeit sie sich äussert.

Es dürfte denjenigen, welche an dem Satz festhalten wollen, dass die Seele etwas Einfaches ist, schwer werden, die von mir angeführten Versuche zu Gunsten ihrer Lehre zu deuten. Bei Gelegenheit einer scharfen Kritik des Pflüger'schen Buchs über die sensorischen Functionen des Rückenmarks hat Lotze*) in geistvoller Weise ausgeführt, wie gewisse auf einen bestimmten Zweck hinzielende Bewegungen verstümmelter Thiere sich auf rein mechanische Weise ohne die Annahme einer Seele erklären lassen. Er sagt: „Denken wir uns daher, dass früher mit Bewusstsein und überlegendem Willen ausgeführte Handlungen nicht nur in der Seele unbewusste Erinnerungen, sondern auch in den Centraltheilen des Nervensystems physische Eindrücke zurückgelassen haben, so können wir von dem Fortbestand der letzteren zweckmässige und accomodirte Bewegungen ebensowohl abhängig machen, als von einem Fortwirken der Seele selbst. Denn auch die Seele selbst würde bei Erzeugung dieser Bewegungen nicht als eine intelligente Substanz, sondern nur als eine Substanz mit dauernden, einander reproducirenden und unter sich in Wechselwirkung stehenden Zuständen in Betracht kommen."

„Den Ursprung gewisser Bewegungen geköpfter Thiere suchen wir nicht in einer noch fortlebenden Intelligenz, sondern in einer solchen, die nur noch in ihren Nachwirknngen vorhanden ist. Wir glauben, dass ein Thierkörper, dessen Seele keine Erfahrungen gemacht, oder das etwa Erfahrene nicht in einem Vorstellungsleben verarbeitet hätte, nicht im Stande sein würde, nach seiner Trennung von Gehirn jene Bewegungen auszuführen; wir halten sie nicht für Mechanismen der ersten Construction, sondern für

*) Göttingische gelehrte Anzeigen. 1853. Stück 174—177. S. 1748 u. 1759.

solche der Uebung. Nachdem sich unter dem Einfluss des Seelenlebens eine Association zwischen dem bloss physischen Eindrucke eines Reizes und einer Bewegung, die durch blosse Verhältnisse der Structur und Function an jenen Reiz sich nicht knüpfen würde, einmal gebildet und durch vielfältige Uebung befestigt hat, so kann nun dieser Mechanismus fortwirken, ohne einer gegenwärtigen Mithülfe der Intelligenz stets von Neuem zu bedürfen."

„Es fehlt im thierischen Körper keineswegs an Beispielen solcher Gewöhnung in Functionen, auf welche sich der Einfluss des Seelenlebens nicht erstreckt; noch weit häufiger und ausgedehnter sehen wir sie gerade in dem Gebiete der Bewegungen. Nicht nur, dass fast alle Reflexbewegungen, je häufiger sie schon geschehen sind, um so leichter und durch kleinere Reize hervorgerufen werden, auch die willkürlichen Bewegungen gewinnen durch Uebung an Feinheit und Lenksamkeit. Viele individuelle Geberden, ursprünglich durch Zufall enstanden, allmälig zur Gewohnheit geworden, sehen wir fest und unvertilgbar einwurzeln; häufig endlich überträgt sich die angelernte Haltung, Beweglichkeit und Grazie des Körpers bis auf kleine Eigenthümlichkeiten erblich von Geschlecht zu Geschlecht, was kaum geschehen dürfte, wenn nicht die beständig wiederholte Function sich in einer bleibenden Disposition der Centralorgane fixirte und so gleich den Umrissen des Körpers auf eine uns freilich hier wie dort unangebbare Weise der Fortpflanzung fähig würde. Wie die Statur zuerst der Seele einen Reichthum automatischer Werkzeuge zu Gebote stellte, so wirkt die Regsamkeit des Geistes veredelnd auf diese zurück, und der Körper sättigt sich gewissermaassen mit dem Gewinn einer Intelligenz, die dennoch mit ihm nicht identisch, nicht durch ihn ergossen, nicht mit ihm zugleich theilbar ist."

Ich habe Lotze's Worte so ausführlich wiedergegeben, weil in ihnen, so viel ich weiss, zuerst eingehend der Satz begründet ist, dass durch Uebung Reflexmechanismen erworben werden können. Lotze hat die Bewegungen geköpfter Thiere im Auge. Seine Auseinandersetzungen beziehen sich aber ebenso auf die Thätigkeit

von Thieren ohne Grosshirn, da auch hier in Frage kommt, wie viel davon auf Rechnung zu setzen ist von Mechanismen, welche durch die Arbeit der Intelligenz erworben wurden, die Function des grossen Gehirn war. Wir wollen versuchen, ob sich die Vorgänge bei den von mir geschilderten Versuchen nach Lotze's Theorie erklären lassen. Ein Frosch, der von Jugend auf im Freien umherspringt, wird bald durch die Erfahrung darüber belehrt, dass es unweise ist, mit der Nase gegen fremde Körper anzustossen. Er lernt es Hindernisse zu umgehen. Mit zunehmender Uebung wird ihm dies immer leichter, und schliesslich bedarf es dazu keiner Willensanstrengung mehr, sondern, so wie das Bild eines Hindernisses auf seiner Netzhaut auftaucht, richtet sich wie von selbst der Sprungmechanismus darauf ein. Was ich hier im Sinne Lotze's erläutert habe, führt genau zu der Hypothese, die ich bereits oben besprochen habe. Ich sagte da, es sei möglich, dass der Sprungmechanismus regulirt werde durch die Form des Netzhautbildes. Hat das des Grosshirns beraubte Thier noch diesen Mechanismus, so wird es fremde Körper bei der Fortbewegung vermeiden können. Wir könnten also zugeben, es sei möglich, dass ein solches Thier, ohne selbst Seelenvermögen zu besitzen, noch fremde Körper umgehen kann, weil es eine Regulirung hat, welche sich unter dem Einfluss der Hirn-Seele im Grosshirn ausbildete.

Wie aber sollen wir, Lotze folgend, die Thatsache erklären, dass der des Grosshirns beraubte Frosch auch dann noch das Hinderniss umgeht, wenn ich ihm ein Bein an den Rumpf festgenäht habe? Das unversehrte Thier hat es sicherlich nicht geübt, wie es anzustellen, um auf drei Beinen mit Erfolg Hindernisse zu umkriechen. Das verstümmelte Thier kann in diesem Falle kein Erbe von Erfahrungen antreten, das ihm nützlich sein könnte für die Lösung seiner Aufgabe. Und weil es diese Aufgabe dennoch löst, kann es sie nur aus eigener Fähigkeit lösen, d. h. der grosshirnlose Frosch hat noch Seelenvermögen.

Ebensowenig reicht Lotze's Theorie hin, um die Versuche über das Gleichgewicht zu erklären. Man kann kaum annehmen,

dass der unversehrte Frosch zahlreiche Erfahrungen darüber hat, wie man, auf der Kante eines schwankenden Brettes sitzend, mit Glück das Gleichgewicht behaupten könne. Bringt man den unversehrten Frosch in diese unerquickliche Lage, so entzieht er sich ihr, indem er fortspringt. Noch weniger ist aber daran zu denken, dass der unversehrte Frosch geübt hätte, mit drei Beinen auf der Kante zu turnen. Der grosshirnlose Frosch kann dies Alles. Er muss also die selbständige Fähigkeit dazu in sich tragen, auch ohne vorangegangene Uebung und erworbene Mechanismen. So müssen wir also daran festhalten, dass der des Grosshirns beraubte Frosch Seelenvermögen besitzt, und uns dazu verstehen, dass das, was wir Seele nennen, theilbar ist.

Wenn ich jetzt mich darüber auslassen soll, welches Seelenvermögen ich noch dem verstümmelten Thier zuspreche, so befinde ich mich gleichwohl in grosser Verlegenheit. Bei der ersten Veröffentlichung meiner Versuche im Centralblatt habe ich gesagt, dass ich aus meinen Versuchen schliesse, das Thier besitze noch Intelligenz für gewisse Thätigkeiten. Heute ziehe ich den Ausdruck Intelligenz zurück, weil mir scheint, dass damit zu viel gesagt ist. Wir wählen gern Fremdwörter, wenn wir die gleichwerthigen deutschen Ausdrücke nicht den Muth haben anzuwenden. Es widerstrebte mir schon damals zu behaupten, dass der grosshirnlose Frosch noch „Einsicht“ oder „Urtheil“ besitze. Das Seelenvermögen des verstümmelten Thieres mit „Intelligenz“ zu bezeichnen, schien weniger verfänglich; aber auch dies Wort erweckt dem Leser schiefe Vorstellungen von dem, was damit gemeint ist. Dass ich rathlos bin, wie ich das Stück Seelenvermögen nennen soll, welches der des Grosshirns beraubte Frosch noch sein nennt, liegt erstlich in der natürlichen Unvollkommenheit unserer Sprache. Unsere an den Ausdrücken für abgezogene philosophische Begriffe so reiche Muttersprache ist entstanden und fortgebildet nach den Bedürfnissen der Verständigung über menschliches Empfinden und menschliches Handeln. Wenn wir nun, um über die analogen Verhältnisse bei Thieren zu sprechen, dieselben Ausdrücke wählen, so thun wir wie die Kinder,

welche einen Fingerhut voll Sand einen Berg und einige Löffel Wasser eine See nennen. Es scheint mir fürwahr komisch, wenn ich mich darüber erklären soll, ob ich einem des Grosshirns beraubten Frosch bewusstes Empfinden und bewusstes Wollen, Ueberlegung, Urtheil und Gedächtniss zutrauen soll, da ja das unversehrte Thier kaum den Keim von alledem besitzt. Aber selbst wenn wir uns dahei beruhigen wollten, schon ganz geringfügige Spuren jener Seelenvermögen mit jenen Ausdrücken zu bezeichnen, stossen wir auf die allergrössten Schwierigkeiten bei dem Unternehmen, dem verstümmelten Thier bestimmte Seelenvermögen zuzuweisen. Der grosshirnlose Frosch weiss mit grossem Geschick ein ihm im Wege stehendes Hinderniss selbst dann zu vermeiden, wenn man ihm ein Bein festgenäht hat. Man ist verführt bei dem Thier „bewusstes Wollen“ anzunehmen, da er einem vorliegenden Ziel unter so erschwerenden Umständen deutlich zustrebt. Er scheint auch „bewusste Empfindung“ zu haben; denn er weiss Entfernung und Grösse der Gegenstände, welche er sieht, vortrefflich abzuschätzen. Endlich möchte man ihm auch Urtheil und Ueberlegung zuschreiben, da er die eingeschränkten Hilfsmittel, welche man ihm gelassen hat, zweckentsprechend zu verwenden weiss. Aber wenn das Thier Bewusstsein hat, wenn es deutliche Vorstellungen gewinnt aus seinen Gesichtswahrnehmungen und demgemäss handelt, warum entflieht das Thier nicht beim Anblick eines langsam nahenden Menschen, da es ja sieht? Warum hascht das Thier nicht nach Insecten? Warum macht es überhaupt nur ausnahmsweise freiwillige Bewegungen? Ich weiss nicht, wie ich hierauf antworten soll.

Man hat den Versuch gemacht, diese inneren Widersprüche dadurch zu beschwichtigen, dass man sagt, das verstümmelte Thier befinde sich in einer Art von Schlafzustand. Erst bei kräftiger Reizung erwacht es jedesmal und handelt dann mit Bewusstsein. Gleich nacher versinkt es wieder in Schlummer. Eine solche Annahme würde den Mangel an freiwilliger Bewegung bei Thieren ohne Grosshirn hinreichend erklären. Sie leistet aber nichts zur Erklärung unserer Versuche.

Erinnern wir uns des Versuchs über die Erhaltung des Gleichgewichts. Ich setzte einen Frosch, der noch sehend war, aber dem das Grosshirn fehlte, auf die Kante eines aufrecht stehenden Brettes. Während ich das Brett hin und her neige, behauptet er durch zweckentsprechende Bewegungen seines Körpers in höchst geschickter Weise das Gleichgewicht. Niemand wird glauben, dass das Thier während dessen schläft. Ein Schlafender wird unter ähnlichen Verhältnissen sofort herabfallen. Wenn nun das Thier nicht schläft, sondern seiner Lage bewusst ist, warum giebt es sich dazu her, Turnkünste vorzumachen? Warum springt er nicht auf den nahen Erdboden, den er leicht und gefahrlos erreichen kann?

Auch die Annahme einer allgemeinen Abschwächung der Seelenthätigkeit nach der Ausrottung des Grosshirns vermag die Thatsachen nicht zu erklären. Zwar würde danach die Seltenheit der sogenannten spontanen Bewegungen sich auch in sehr einfacher Weise deuten lassen, nicht aber das Geschick, mit welchem der verstümmelte Frosch Hindernisse zu umgehen und das Gleichgewicht zu behaupten weiss. In dieser Hinsicht entfaltet der des Grosshirns beraubte Frosch, wie wir gesehen haben, genau dieselbe Fähigkeit einen Zweck zu erreichen, wie der unversehrte Frosch. Er hat also in dieser Sphäre der Thätigkeit gar keine Einbusse an Seelenvermögen erlitten. Dagegen sahen wir, dass der Frosch ohne Grosshirn nie von selbst Nahrung zu sich nimmt. Die Seelenthätigkeit, welche sich bei Befriedigung dieses Triebes äussert, hat nicht blos eine Abschwächung erfahren, sondern ist ganz erloschen. So äussert also der verstümmelte Frosch in einigen Beziehungen dasselbe Maass von Seelenvermögen, wie der unversehrte Frosch, während er in anderer Hinsicht gar kein Seelenvermögen verräth. Soll man sich denken, dass das Thier nur für einige Zwecke überlegendes Bewusstsein hat, während andere Lebenszwecke unbefriedigt bleiben, weil die ihnen vorstehende Abtheilung des überlegenden Bewusstseins vernichtet ist?

Diese Betrachtungsweise wäre gewiss zureichend, aber ich

mag mich zu ihr nicht verstehen, weil es mir mit dem Begriff Bewusstsein unverträglich scheint, ihn gleichsam in Stücke zu hacken. Ich halte es überhaupt für unzutreffend zur Bezeichnung für das Seelenvermögen, welches der des Grosshirns beraubte Frosch äussert, einen der Begriffe zu wählen, die auf den unversehrten Menschen und allenfalls auf das unversehrte Thier zugeschnitten sind. Wir müssen also einen anderen Namen suchen für das Seelenvermögen des verstümmelten Thieres.

Der Frosch ohne Grosshirn vermag die ihm gelassenen Muskelkräfte höchst zweckentsprechend zu verwenden zur Erreichung gewisser Ziele. Ich glaube, man drückt sich am vorsichtigsten aus, wenn man das Vermögen, das der Frosch hierbei kundgiebt, centrales Anpassungsvermögen nennt. Auch diejenigen, welche überzeugt sind, dass bei jenen Versuchen überlegendes Bewusstsein im Spiel ist, werden bei dem Ausdruck „Anpassungsvermögen“ keinen Anstoss nehmen, weil es ihnen freisteht, dies Anpassungsvermögen als ein Ergebniss der planvollen Ueberlegung anzusehen. Dass ich selbst Bedenken trage, dem Frosch ohne Grosshirn Bewusstsein zuzusprechen, liegt, wie ich schon einmal angedeutet habe, einmal daran, dass ich mit jener Annahme nicht zu vereinen weiss, weshalb sich das Thier in gewisser Beziehung so stumpf und regungslos verhält. Zweitens aber scheint mir auch die unbefangene Beobachtung derjenigen Thätigkeiten, aus welchen man auf Bewusstsein schliessen könnte, Zweifel an der Zuverlässigkeit dieses Schlusses zu erwecken. Das Verhalten des Thieres, wenn es mit grosser Sicherheit z. B. ein Hinderniss umkriecht, macht mir nicht den Eindruck, als wenn es mit Ueberlegung, mit Nachdenken handelt. Wenn ich das Thier reize, so springt es, aber die Richtung des Sprunges ist sofort gegeben je nach der Lage des Hindernisses. Es ist da kein Schwanken, keine Unsicherheit über den zu fassenden Entschluss, wie eine überlegende Seele mit ihrem langsamen Gedankenprozess mitunter zeigen würde. Man wird mir antworten, dass bei einer so einfachen Sachlage ein langes Schwanken des Entschlusses gar nicht wahrscheinlich ist. Die Lage ist indess, wenn man dem Thier

das eine Hinterbein angenäht hat, gar nicht so einfach. Immerhin gebe ich zu, dass dies gegen die Annahme von Bewusstsein angeführte Argument nicht von Erheblichkeit ist. Es ist übrigens ziemlich unfruchtbar, über die Deutung dieser Vorgänge zu viel zu klügeln. Das persönliche Bedürfniss des Einzelnen ist entscheidend für die Erklärung, zu der man sich neigt, da zwingende Beweise für die Richtigkeit nicht beschafft werden können.

Da ich mich nicht dazu entschliessen kann, dem des Grosshirns beraubten Frosch überlegendes Bewusstsein zuzuerkennen, so habe ich noch die Pflicht mich darüber auszusprechen, wie ich mir ein Anpassungsvermögen ohne Ueberlegung denke. Ich komme auf die Hypothese zurück, welche ich schon oben erwähnt habe. Das Thun des Thieres ist das nothwendige Ergebniss der Bedingungen des Versuchs. Reize ich das Thier intensiv, so wird der Sprungmechanismus in Thätigkeit gesetzt. Erscheint gleichzeitig das Bild eines im Wege stehenden Gegenstandes auf der Netzhaut, so erfährt der Sprungmechanismus von selbst eine Regulirung der Art, dass das Hinderniss umgangen wird. Eine zweite Regulirung wird in ihm bewirkt, wenn ich eine neue Bedingung hinzufüge, indem ich dem Thier eine hintere Gliedmaasse an den Rumpf festnähe. So erkläre ich mir das centrale Anpassungsvermögen als eine Summe von Selbstregulirungen. Ich habe das Recht, trotz dieser rein mechanischen Auffassung der Vorgänge, jenes Anpassungsvermögen ein Seelenvermögen zu nennen, weil es nur dem lebenden Organismus innewohnt, weil wir eine Maschine mit solcher Fülle von Selbstregulirungen nicht einmal zu begreifen, geschweige denn zu construiren vermögen*).

Das Anpassungsvermögen scheint untrennbar verknüpft zu sein mit den Centralorganen für einzelne Thätigkeiten. Wenn wir bei einem Frosch das Grosshirn ver-

---

*) Auch Lotze spricht sich dahin aus, dass er die Möglichkeit einer Erklärung, wie ich sie gebe, nicht leugnet (Göttingische gelehrte Anzeigen, 1853. Stück 175. S. 1753).

stümmeln, so zerstören wir gewisse Centren, und die von ihnen abhängigen Thätigkeiten erlöschen. Aber die Thätigkeiten, welche dem Thier bleiben, werden so ausgeübt, dass wir auf Anpassungsvermögen schliessen müssen. So lange z. B. das Thier Bestreben zeigt, das Gleichgewicht zu behaupten, hat es auch Anpassungsvermögen in dieser Sphäre. Ein Thier, welches der Vierhügel beraubt ist, macht keine Anstrengungen mehr das Gleichgewicht zu behaupten. Mit dem Centralorgan für die Bewegungen zur Erhaltung des Gleichgewichts ist natürlich auch das Anpassungsvermögen in jener Sphäre verschwunden. Aber das Thier giebt noch Beweise von Anpassungsvermögen bei dem Bestreben die Rückenlage in die Bauchlage zu verwandeln. Das Centralorgan für diese Bewegung ist noch vorhanden, und das dabei entwickelte Anpassungsvermögen scheint Function desselben Centralorgans zu sein.

Nachdem wir, wie ich glaube, überzeugend nachgewiesen haben, dass die hinter dem Grosshirn gelegenen Hirnabschnitte noch jenes Seelenvermögen besitzen, das wir Anpassungsvermögen genannt haben, müssen uns auch die einfachen Bewegungen, welche Thiere ohne Grosshirn zeigen, in anderem Lichte erscheinen. So lange man sich dabei beruhigen konnte, das Grosshirn als das alleinige Organ der Seelenvermögen auszugeben, konnte man alle Bewegungen von grosshirnlosen Thieren kurzweg für Reflexbewegungen erklären. Jetzt müssen wir fragen, ob nicht die meisten von diesen Bewegungen durch das Anpassungsvermögen der betreffenden Centralorgane bestimmt werden und demgemäss aus der Zahl der einfachen Reflexbewegungen zu streichen sind. Erinnern wir uns eines Beispiels: Wenn ich dem des Grosshirns beraubten sehenden Frosch ein Bein festnähe und beobachte, dass er ein vorgestelltes Hinderniss umkriecht, so sage ich, dass seine Bewegungen durch sein centrales Anpassungsvermögen bestimmt werden. Gesetzt aber, ich lasse ihm das Bein wieder frei, nehme das Hinderniss fort und reize ihn von Neuem: Das Thier macht geradeaus einen einfachen Satz. Soll ich in diesem Falle etwa von einfachem Reflexsprung reden?

Nein gewiss nicht. In beiden Fällen ist das Wesentliche des physiologischen Vorganges gleich. Im zweiten Falle fehlt die Aeusserung des Anpassungsvermögens, weil keine Veranlassung dazu vorliegt. Kurz für die Beurtheilung der Natur einer Bewegung des verstümmelten Thieres kommt es nicht darauf an, ob die Bewegung im gegebenen Falle durch das Anpassungsvermögen regulirt wird, sondern darauf kommt es an, ob sie regulirt werden kann. Gewissheit darüber können uns aber nur vergleichende Beobachtungen geben. Im einzelnen Falle werden wir häufig ausser Stande sein anzugeben, ob eine geschehene Bewegung eine einfache Maschinenbewegung oder eine solche war, die durch das Anpassungsvermögen regulirt wurde.

Auf ähnliche Schwierigkeiten stossen wir bei der Beurtheilung der Bewegungen unversehrter Thiere und unser selbst. Wer vermag durch Selbstbeobachtung eine scharfe Scheidewand zu ziehen zwischen den durch Uebung erworbenen Reflexbewegungen und den echten willkürlichen? Wenn ich Jemand auf der Strasse begegne, und er zieht vor mir den Hut, so erwiedere ich seinen Gruss, bevor ich Zeit habe ihn als Bekannten zu erkennen. Der erworbene Reflexmechanismus arbeitet schneller, als die von der Willkür abhängige Handlung. Wie allmälig entsteht aber hier der Reflexmechanismus in Folge der oft wiederholten willkürlichen Handlung? Wie nahe sich Reflexact und willkürliche Handlung stehen, dafür noch ein anderes Beispiel: Wenn zwei Schmiede an einem Ambos hämmern, so ist der erste Hammerschlag, den ein jeder führt, gewiss ein willkürlicher Act, aber die folgenden nehmen alsbald den Charakter der Reflexbewegung an. Sie hämmern im Tact. Jeder wartet auf den Schlag des Andern, bis er selbst zuschlägt. So bilden Gehörs- und Gesichtswahrnehmung, hervorgebracht durch den Hammerschlag, den Reiz zur Wiederholung des Bewegungsactes. Auch wenn ein Einzelner ein und dieselbe Handlung oft wiederholt, wird die Vollendung des Bewegungsactes selbst wieder der Anreiz zur Erneuerung des Actes auf reflectorischem Wege. So glaube ich, dass ein Hund, der von Ungeziefer gepeinigt, Kratzbewegungen ausführt, bei der

Wiederholung der Bewegungen dadurch unterstützt wird, dass jede Kratzbewegung als Reiz wirkt für die nächste. Dafür spricht folgender Versuch: Viele Thiere haben es gern, dass man ihnen die Haut kraut. Als ich nun gelegentlich einem Hund die eine Seite kratzte, sah ich, dass das Thier, dem offenbar mein Thun höchst angenehm war, mit dem Hinterbein derselben Seite gleichsam mithalf, indem er Kratzbewegungen damit machte, die aber nicht zum Ziele kamen, sondern nur in der Luft ausgeführt wurden. Diesen Versuch habe ich bei vielen Hunden ausgeführt und besonders bei jungen Thieren häufig mit Erfolg. Auch bei anderen Thierarten kann man Aehnliches beobachten. Sehr merkwürdig war mir folgender Fall: Vor einigen Jahren kaufte Herr Prof. Müller von einem Fischer einen jungen Seehund. Das Thier wurde auf den Hof der anatomischen Anstalt gebracht. Es hatte eine besondere Anhänglichkeit an den Menschen. Wenn man ihn allein liess, schrie er fortwährend. Sobald man sich mit ihm beschäftigte, wurde er ruhig. Als ich dem kleinen Seehund die Seite kratzte, machte er ganz ähnlich wie der Hund Kratzbewegungen in die Luft mit dem entsprechenden Vorderfuss. Es scheint mir von Interesse, dass zwei Thiere, die zu zwei so weit abstehenden Klassen gehören, in dieser Beziehung so ähnliche Reflexerscheinungen zeigen.

Bei der ungemeinen Schwierigkeit, die echten willkürlichen oder durch das Anpassungsvermögen bestimmten Bewegungen, von den erworbenen Reflexmechanismen zu trennen, scheint es mir zweckmässig, den Ausdruck Reflexbewegungen auf diejenigen einfachen maschinenmässigen Bewegungen zu beschränken, deren Form in keiner Weise durch den Willen oder das Anpassungsvermögen verändert werden kann. Hierzu rechne ich z. B. das Quaken des grosshirnlosen Frosches nach Streichlung des Rückens. Das Reflexquaken kann erfolgen oder ausbleiben, es kann schwächer oder stärker sein, je nach den Umständen, aber es bleibt in jedem Fall, wenn es ertönt, im Wesentlichen immer derselbe Akt, hervorgebracht durch dieselbe Anordnung von Muskelthätigkeit. Zu den reinen Reflexbewegungen zähle ich

ferner: Niesen, Schluchzen, Husten, Gähnen u. s. w. Für die anderen Bewegungen, auf deren Form und Anordnung Wille oder Anpassungsvermögen einen Einfluss haben, fehlt uns ein Name. Ich schlage vor, diese Bewegungen „Antwortsbewegungen“ zu nennen, weil darunter hauptsächlich diejenigen Bewegungen begriffen werden, durch welche das Thier auf von aussen herandringende Reize antwortet. Eine Antwortsbewegung ist es, wenn der des Grosshirns beraubte Frosch forthüpft, sobald ich ihn reize. Die Form der Antwortsbewegung wird bestimmt sowohl durch äussere Verhältnisse als durch die Lage, in der sich der Thierkörper befindet und den Umfang der Mittel, über welche er verfügt. Das dem Centralorgan, welches die „Antwortsbewegung“ leitet, inwohnende Anpassungsvermögen bewirkt die Regulirung, welche erforderlich ist, um mit den vorhandenen Mitteln einen bestimmten Zweck zu erreichen. Die Bewegungen zur Erhaltung des Gleichgewichts, die Bewegungen, vermittelst derer die Rückenlage in die Bauchlage umgewandelt wird, zähle ich zu den „Antwortsbewegungen,“ weil ihre Form nicht constant, sondern durch das Anpassungsvermögen bestimmbar ist. Auch die Bezeichnung „Antwortsbewegung“ empfiehlt sich vielleicht dadurch, dass sie keine bestimmte theoretische Deutung in sich schliesst. Wer dem grosshirnlosen Thier überlegendes Bewustsein zuschreibt, wird sich dabei denken können, dass die „Antwortsbewegungen“, durch einen Willensentschluss veranlasst werden. Als dritte Klasse von Bewegungen würde ich noch die aufstellen, welche wir freiwillige oder spontane nennen. Ich unterscheide also drei Arten von Bewegungen:

1) Einfache Reflexbewegungen nenne ich diejenigen, bei welchen der auf einen Reiz erfolgende Bewegungsakt immer dieselbe Form hat.

2) Antwortsbewegungen. Auch sie erfolgen unmittelbar auf einen Reiz, aber sie haben keine constante Form des Bewegungsakts, sondern dieser wird jedesmal einem bestimmten Zweck gemäss der verfügbaren Kräfte angepasst.

3) Freiwillige oder spontane Bewegungen sind solche, welche

ohne eine nachweisbare unmittelbar vorangegangene Veranlassung stattfinden.

Man wird fragen, wo sind die automatischen Bewegungen untergebracht? Ich halte die sogenannten automatischen Bewegungen für einfache Reflexbewegungen und somit unter die erste Gruppe gehörig. Es fehlen ferner in meiner Eintheilung die einfachen Reizbewegungen, weil solche während des Lebens wohl kaum vorkommen. Im lebenden Körper erhalten Nerv und Muskel die Anregung zur Thätigkeit ja immer von den Centralorganen und diese wiederum von den centripetalen Nerven.

Die Grenzen zwischen den verschiedenartigen Gruppen, die ich unterscheide, sind nicht scharf zu ziehen, wie überall, wo es sich um Eintheilung organischer Processe handelt. Zwischen den einfachen Reflexbewegungen und den Antwortsbewegungen, welche nach meiner Ansicht als sehr verwickelte Reflexbewegungen aufgefasst werden können, sind wahrscheinlich Uebergänge vorhanden. Die sogenannten freiwilligen Bewegungen sind wiederum streng genommen nur eine Abtheilung der Antwortsbewegungen, da sie sich von diesen nur dadurch unterscheiden, dass bei jenen der treibende Reiz nicht immer deutlich erkennbar ist. Schon Volkmann hat Aehnliches ausgesprochen, indem er sagt, dass jede willkürliche Bewegung im Grunde eine reflectirte ist*).

Bevor ich zu dem letzten Abschnitte dieser Abhandlung übergehe, nämlich zu der Frage, ob auch die im Rückenmark gelegenen Organe Anpassungsvermögen besitzen, will ich einige Bemerkungen aus der früheren Literatur anführen, die genaueren Bezug haben zu den von mir geschilderten Versuchen. Einen vollständigen Ueberblick der Geschichte der verschiedenen Versuche, das Organ der Seele zu bestimmen, hier liefern zu wollen, wäre ein trostloses Unternehmen. Gerade die bedeutendsten Köpfe haben die ungereimtesten Behauptungen aufgestellt. Man muss wohl so urtheilen, wenn man hört, dass Descartes das Organ der Seele in der Zirbeldrüse und der grosse Sömmering gar

*) Müller's Archiv. 1838. S. 39.

in der Feuchtigkeit der Hirnhöhlen zu finden glaubte. In Longet's bekanntem Werk über die Physiologie des Nervensystems kann man nachlesen, wie in jedem Abschnitt des centralen Nervensystems von irgend einem der Sitz der Seele entdeckt wurde. Ein Mann wie Bichat vertrat sogar den Volksglauben, dass das Centralorgan des Gemüthes im Herzen gelegen sei. Einen erfreulichen Gegensatz zu solchen willkürlichen Annahmen bilden die Angaben anderer klar denkender Forscher. Am überraschendsten war mir ein Ausspruch von Volkmann, welcher bei Gelegenheit der Widerlegung einer haltlosen Theorie von Carus sagt*): „Denn die Intelligenz, von der hier allein die Rede sein kann, nämlich die allgemeine thierische, bleibt nach Entfernung der Hemisphären, d. h. es bleibt, wie die früher mitgetheilten Beobachtungen beweisen, das Vermögen, gewisse objective Verhältnisse aufzunehmen, zu Vorstellungen zu verarbeiten und sogar zu gewissen Zwecken selbständig und willkürlich zu benutzen. Die Wegnahme der Hemisphären beschränkt nur die Inteligenz auf eine kleinere Sphäre und schwächt ihre Energie. Volkmann hat, wie ersichtlich, fast mit denselben Worten die Theorie vorgetragen, die ich als das Facit meiner Untersuchungen aufgestellt habe. In meiner ersten Veröffentlichung**) habe ich auch als Intelligenz bezeichnet, was ich jetzt vorziehe Anpassungsvermögen zu nennen. Das einzige, was ich an Volkmann's Satz ändern möchte, ist der letzte Passus. Wie ich oben näher begründet habe, ist das Anpassungsvermögen oder die Intelligenz nach Abtragung des Grosshirns keineswegs allgemein in ihrer Energie geschwächt, sondern auf beschränkten Gebieten, z. B. wenn es darauf ankommt, das Gleichgewicht zu behaupten oder Hindernisse zu umgehen, entwickelt das verstümmelte Thier genau dasselbe Maass von Anpassungsvermögen wie der unversehrte Frosch. Die Beobachtungen, auf welche hin Volkmann seinen Satz aussprach, scheinen mir allerdings nur

*) Rudolf Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. Bd. I. Artikel „Gehirn", S. 586.

**) Vgl. Centralblatt für die med. Wissensch. 1868. No. 44.

sehr unvollkommene Beweise zu liefern. Manche davon stehen nicht in Einklang mit meinen eigenen, z. B. theilt er*) mit, dass ein Frosch, dem er ausser dem Grosshirn auch noch die Sehhügel und das Kleinhirn weggenommen hatte, noch Schwimmbewegungen ausführte. Wenn hier auch das Kleinhirn vollständig entfernt wurde, so stimmt das nicht mit meinen Versuchen. Frösche, welche bloss die Medulla oblongata und das Rückenmark besitzen, sah ich nie schwimmen. Ferner führt Volkmann**) einen Versuch von Magendie an, welcher behauptet, dass eine Ente, der er das Grosshirn weggenommen hatte, nicht nur selbständig frass, sondern auch den Ort suchte und fand, wo gewöhnlich ihr Futter hingesetzt wurde. Ich glaube, dass diese Beobachtung von Magendie auf einem Irrthum beruht; denn neben der Seltenheit der sogenannten freiwilligen Bewegung ist gerade die Unfähigkeit, selbständig Nahrung aufzunehmen, das treffendste Kennzeichen für Thiere ohne Grosshirn. Das wird von Vulpian, Schiff, Bischoff, Voit und Andern gleichmässig hervorgehoben.

Eine andere Beobachtung, welche Volkmann selbst gemacht hat, scheint mir in die Reihe derer zu gehören, wie ich sie selbst geschildert habe. Ein Frosch, dem er die grossen Hemisphären weggenommen hatte, sprang, in einen Topf gesetzt, nicht vorwärts, sondern aufwärts der Oeffnung zu, als ob er sehen könnte: „Vielleicht, fährt Volkmann fort, waren es ähnliche Erscheinungen, welche Desmoulins zu der Angabe bestimmten, dass Frösche nach Entfernung der Hemisphären noch zu sehen vermögen Hierüber könnte noch gestritten werden; dagegen scheint die Gegenwart eines empfindenden und vorstellenden Princips in dem von mir beobachteten Frosch unleugbar.“

Offenbar hat Volkmann ein Thier vor sich gehabt, welches wirklich gesehen hat. Seit Desmoulins, dessen Arbeit mir nicht zugänglich gewesen ist, haben viele Andere richtig beob-

---

*) Wagner's Handwörterbuch. Bd. I. S. 582.

**) Ebendaselbst S. 580.

achtet, dass Thiere ohne Grosshirn noch zu sehen vermögen; aber Niemand hat, soviel ich weiss, in der Art wie ich erwiesen, in welchem Grade die Thiere die Gesichtswahrnehmung zu verwerthen wissen. Renzi*) und Vulpian**) wissen beide, dass Fröche und Tauben, die des Grosshirns beraubt sind, Gesichtseindrücke haben, erklären aber gleichwohl die Bewegungen solcher Thiere für rein maschinenmässige. Diese Meinung wird um so auffälliger, als beide Beobachter ausserdem gesehen haben, dass Fische, welchen man das Grosshirn weggenommen hat, noch Hindernisse umschwimmen. Vulpian***) erzählt ferner, dass Ratten ohne Grosshirn noch unverkennbare Zeichen von Gemüthsbewegungen geben, Furcht verrathen und dergleichen. Mit dieser Beobachtung ist doch nicht zu vereinen, dass die Bewegungen solcher Thiere rein maschinenmässige †) sind.

Höchst interessant ist eine Mittheilung, welche Voit ††) vortrug am 13. Juni 1868 in der Münchener Academie. Tauben, welchen er das Grosshirn mit Sorgfalt exstirpirt hatte, brachten einige Wochen in einem schlafartigen Zustande zu. Dann erwachten sie aus demselben, streckten den Kopf hervor, öffneten die Augen, spazirten umher, ja flogen hin und wieder von freien Stücken auf. Es ist gewiss, dass diese Geschöpfe zu diesem Zeitpunkt sehen, hören und wohl auch Gefühlsempfindungen haben. Es ist dann gerade nicht leicht, sie von gezähmten unverletzten Individuen ihrer Gattung zu unterscheiden; das Hauptunterscheidungsmerkmal ist, dass sie nicht von selbst fressen. Sie würden, auf dem Futterhaufen stehend, verhungern. Sie kennen keine Furcht. Sie schreiten über Kaninchen, die man in ihren Käfig setzt, hinweg, während normale ängstlich in eine Ecke sich stecken. Sie können durch Gurren lebhaften Ge-

*) Vergl. Henle u. Meissner's Jahresbericht für 1864. S. 457.

**) Leçons sur la physiologie du système nerveux. Paris. 1866. p. 579. 679. 681. 852.

***) p. 548. 667.

†) p. 679.

††) Sitzungsberichte der math.-physik. Klasse. 13. Juni 1868. S. 105.

schlechtstrieb äussern, ohne denselben, wenn man ihnen Tauben andern Geschlechts hinsetzt, zu befriedigen. Man könnte nach diesen Beobachtungen sagen, enthirnte Tauben haben wohl Sinnesempfindung, sie sehen Bilder, hören Schalle, aber sie knüpfen keine weiteren Vorstellungen daran. Wenn man aber eine solche Taube, Hindernissen sorgfältig ausweichend, im Fliegen auf schmalen Vorsprüngen und andern Gegenständen, ohne sich zu stossen, niederlassen sieht, wenn man sieht, wie sie der zugreifenden Hand zu entschlüpfen suchen, so muss man dies Alles doch eine Vorstellung über die ursprüngliche Sinneswahrnehmung nennen.“ Eine andere von Voit operirte Taube zeigte einige Monate nach Abtragung der Hemisphären noch weit häufiger selbständige Bewegungen. Sie unterschied sich schliesslich von den normalen nur dadurch, dass sie nicht von selbst frass. Als Voit sie 5 Monate nach der Operation tödtete, fand er, das die Hemisphären sich zum Theil regenerirt hatten. Eine weisse Masse, die aus doppelt conturirten Nervenfasern und Ganglienzellen bestand, sass in Form zweier kleiner Halbkugeln an den nicht abgetragenen Grosshirnschenkeln. In jeder der Halbkugeln war eine mit Flüssigkeit gefüllte Höhle.

Diese Beobachtungen Voit's weichen in zwei Punkten sehr wesentlich von den meinigen an Fröschen ab. Erstlich machten Voit's Tauben häufig freiwillige Bewegungen, während Frösche ohne Grosshirn nur ausnahmsweise ohne Veranlasung sich fortbewegen. Zweitens äusserten seine Tauben durch Gurren lebhaften Geschlechtstrieb, während Frösche ohne Grosshirn niemals von selbst einen Laut von sich geben. Was den Fall von der Taube anlangt, die, zusehends den unversehrten immer ähnlicher wurde, und bei welcher sich nachher eine theilweise Regeneration des Grosshirns vorfand, so habe ich keine gleiche Erfahrung gemacht. Ein Frosch ohne Grosshirn, den ich jetzt bereits zehn Monate seit der Operation aufbewahre, ist heute eben so geeignet, zu den von mir angegebenen Versuchen zu dienen, wie im vorigen Sommer. Er macht von selbst nie Bewegungen, verräth keine Furcht vor dem Men-

schen, hascht nie von selbst Insecten, giebt selbständig keinen Laut von sich, weiss aber vortrefflich das Gleichgewicht zu behaupten und Hindernisse abzuschätzen. Neuerdings hat Philippeaux*) durch Versuche an Tritonen und andern niedern Thieren festgestellt, dass eine Regeneration von Körpertheilen nur dann zu Stande kommt, wenn man bei der Verstümmlung einen Rest dem Thiere gelassen hat, von dem aus dann die Ergänzung bewirkt wird. Nimmt man z. B. die ganze vordere Gliedmaasse sammt Schulterblatt weg, so erfolgt keine Regeneration, während diese eintritt, so wie man einen Stummel übrig gelassen hat. Mit Rücksicht auf diese Angaben darf man die Meinung hegen, dass Voit in dem Falle, wo sich das Grosshirn regenerirte, bei der Operation einen kleinen Theil der Masse des Grosshirns unexstirpirt liess.

Mag dem nun sein, wie ihm wolle, man wird aus Voit's Versuchen den Eindruck erhalten, dass Tauben ohne Grosshirn noch Anpassungsvermögen besitzen. Ich bin überzeugt, dass bei ihnen ähnlich wie bei meinen Fröschen sich wird feststellen lassen, dass sie auch nach störenden Eingriffen, die den gewohnten Gebrauch ihrer Körpertheile einschränken, noch im Stande sein werden, mit zweckentsprechender Verwerthung des Restes der ihnen gebliebenen Muskelkräfte ein bestimmtes Ziel zu erreichen.

Auch die Bewegungen zur Erhaltung des Gleichgewichts lassen sich, wie Rosenthal**) berichtet, in ganz analoger Weise an Tauben ohne Grosshirn beobachten. „Eine von ihm operirte Taube ging, anf einen langen Tisch gesetzt, in gerader Linie bis an den Rand desselben. Dort angelangt, und so wie sie einen Fuss in die leere Luft gesetzt hatte, begann sie mit den Flügeln zu schlagen, und sich so lange hin und her zu bewegen, bis sie wieder mit beiden Beinen auf dem Tische stand. Sie machte

*) Annales des sciences naturelles. Cinquième série. Zoologie. Bd. VII. S. 5. Paris. 1867.

**) Centralblatt für die medic. Wissenschaften. 1868. No. 47.

dann ihren Spaziergang bis an das andere Ende des Tisches, um dort dasselbe Spiel zu erneuern, und so fort eine Stunde und länger mit der grössten Regelmässigkeit. Die eigenthümlichen Bewegungen am Tischrande brachten mich auf den Gedanken, dass durch einen vom Grosshirn unabhängigen Mechanismus das Spiel der Flügel in Thätigkeit gerathe, sobald der Schwerpunkt des Thieres nicht gehörig unterstützt ist. Dieses liess sich nun in der That sehr schön demonstriren. Ich setzte die Taube vorsichtig auf einen horizontal gehaltenen Finger, auf welchem sie sitzen blieb, den Finger mit ihren Krallen umklammernd, wie Vögel auf Stangen und Zweigen zu sitzen pflegen. Sobald ich aber den Finger um seine Achse drehte, so dass der Kopf des Thieres sich neigte, begann die Taube mit den Flügeln zu schlagen, und so vor dem Falle sich schützend, setzte sie sich auf dem gedrehten Finger immer wieder zurecht. Nun setzte ich das Thier auf zwei horizontal gehaltene Finger, so dass jedes Bein auf einem Finger stand. So lange die Finger ruhig gehalten wurden, blieb auch das Thier ruhig sitzen. So wie aber ein Finger gesenkt und die Taube seitlich geneigt wurde, begann auch wieder die Thätigkeit der Flügel und hinderte das Thier am Fallen.

Ich bin darauf aufmerksam gemacht worden, dass ein französischer Forscher Cayrade gleich mir das Centralorgan des Gleichgewichts in die Vierhügel verlegt habe. Nachdem ich Cayrade's Abhandlung*) selbst gelesen habe, finde ich, dass seine Untersuchungen nur wenig Verwandtschaft mit den meinigen haben. Er hat, wie auch ich oben schilderte, richtig beobachtet, dass ein Thier, welches die Vierhügel verloren hat, beim Sitzen eine Haltung zeigt, die von der des normalen abweicht. Er hat ferner richtig beschrieben, dass die Fortbewegung solcher Thiere, z. B. das Springen und Schwimmen einen unbeholfenen Charakter hat. Er sagt daher: „Es fehle ihnen die Harmonie und das Gleichgewicht der Bewegungen und schliesst, dass das Central-

*) Cayrade, J., Sur la localisation des mouvements réflexes. (Journ. de l'anatomie et de la physiologie. 186[illegible]. No. 4. S. 346.)

organ hierfür, welches bei höheren Thieren im Kleinhirn sich findet, beim Frosch in den Vierhügeln gelegen ist. Das Gesammtergebniss dieser Reihe von Versuchen beschreibt er mit den Worten: Les grenouilles auxquelles on a enlevé les tubercules optiques conservent encore la coordination des mouvements partiels en mouvements généraux, mais ont perdu complétement l'harmonie et l'équilibration des mouvements d'ensemble tels que mouvements de nage, de sants etc. Cayrade hat weder über die Bewegungen, welche die Thiere machen, um das Gleichgewicht zu behaupten, irgend welche Experimente angestellt, noch auch nur ein Wort darüber geäusserrt. Ein Centralorgan für die Bewegungen zur Erhaltung des Gleichgewichts, d. h. für die Bewegungen, welche entstehen, wenn der Schwerpunkt des Thieres die Unterstützung zu verlieren bedroht ist, ist, so viel mir bekannt ist, vor mir nicht aufgestellt worden.

Bei Gelegenheit der Anführungen über das Verhalten höherer Thiere, denen man das Grosshirn weggenommen, wird der Leser vielleicht im Stillen die Frage an mich gerichtet haben, weshalb ich nicht selbst geprüft habe, ob meine an Fröschen gemachten Beobachtungen auch für höhere Thiere Geltung haben. Wenn der Leser nach Durchblätterung dieser kleinen Schrift alle darin von mir beschriebenen Versuche in Gedanken durchgeht, und dabei im Auge hat, dass ich nur solche Versuche mitgetheilt habe, welche als typische Muster für das, was ich beweisen wollte, gelten sollen, so wird er den vollen Eindruck haben von der Massenhaftigkeit der durch mehrere Jahre fortgesetzten Einzelbeobachtungen, die nöthig waren, um die zur Demonstration geeigneten Versuche zu finden. So reichliches Material hätte ich mit Versuchen an höheren Thieren in derselben Zeit nicht zu bewältigen vermocht. Ausserdem habe ich bisher Versuche an Fröschen deswegen vorgezogen, weil man bei ihrer Ausführung keines Assistenten bedarf und mit den einfachsten, Jedem zugänglichen Hilfsmitteln auskommt. Die geringe Umständlichkeit meiner Versuche wird, so hoffe ich, den Vortheil für mich haben,

dass eine eingehende experimentelle Prüfung meiner Angaben nicht lange ausbleiben wird.

Wir haben gesehen, dass nach Verstümmelung des Gehirns zwar gewisse Thätigkeiten des Thieres vernichtet, andere abgeschwächt werden, dass manche dagegen vollkommen unvermindert fortdauern und auf Anpassungsvermögen schliessen lassen. Es schien, dass dieses Anpassungsvermögen, wie wir das in einer kleinen Sphäre entfaltete Seelenvermögen nannten, untrennbar verbunden ist mit den Centralorganen für gewisse Thätigkeiten. Wenn wir einem Frosch das ganze Gehirn mit Einschluss des verlängerten Marks zerstören, so sehen wir bei dem Thier noch verschiedene Bewegungserscheinungen, deren Centren im Rückenmark gelegen sind. Es entsteht die Frage, ob vielleicht auch diese Centren, ähnlich wie die Centren in den Vierhügeln, mit Anpassungsvermögen ausgestattet sind, oder ob die von ihnen abhängigen Bewegungen nur einfache Reflexbewegungen darstellen. Indem ich jetzt daran gehe, die Frage experimentell zu prüfen, brauche ich einen früher von mir eingenommenen Standpunkt nicht zu verleugnen.

Ich glaube vor Jahren bewiesen zu haben, dass das Rückenmark eine Seele in dem Sinne wie Pflüger meinte, nämlich eine Seele mit überlegendem Bewusstsein, nicht besitzen kann*). Jetzt, wo ich mich nicht einmal dazu entschliessen kann, dem hinter dem Grosshirn liegenden Hirnabschnitt Bewusstsein zuzusprechen, bin ich natürlich ebenso überzeugt, dass das Rückenmark nichts kundgiebt, woraus man auf etwas schliessen könnte, was den Namen Bewusstsein verdiente. Wohl aber verlangt es eine neue Untersuchung, ob nicht auch in einzelnen beschränkten Sphären der Thätigkeit des Rückenmarks etwas zu Tage tritt, was mehr ist als einfacher Reflexprozess. Ein Frosch, dem wir das ganze Gehirn genommen haben, macht weder jemals Fortbewegungen des ganzen Körpers, noch erhält er das Gleichgewicht, noch auch

*) Königsberger med. Jahrbücher. Bd. II. S. 189.

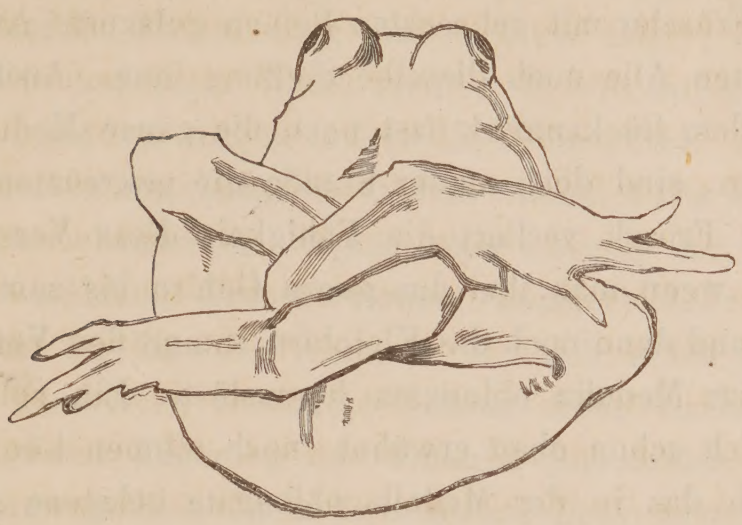
dreht er sich, auf den Rücken gelegt, in die Bauchlage zurück. Ihm fehlen die Centralorgane für alle diese Bewegungen. Von einem geköpften Frosch erwarten zu wollen, dass er in Sätzen davonspringt, wenn er gereizt wird, wäre eine ebenso unausführbare Forderung, als wenn ich von einem Menschen, dem beide Arme abgeschossen sind, verlangen wollte, dass er mir die Hand reicht. In beiden Fällen fehlen für die Ermöglichung der Ausführung unerlässlich nothwendige Organe. Der Unterschied, dass die Hand ein frei sichtbares Organ ist, während das Centralorgan der Fortbewegung im Gehirn liegt, ist für die Richtigkeit des Gleichnisses unwesentlich. Wollen wir erforschen, ob das Rückenmark noch Seelenvermögen besitzt, so müssen wir uns an diejenigen Thätigkeiten halten, die es noch zu leisten vermag. Deren sind eine ganze Anzahl. Bekanntlich hat der enthauptete Frosch das Bestreben, die Hinterbeine an den Leib zu ziehen. Lagert man sie anders, so bringt das Thier nach einiger Zeit die Beine wieder in die gebeugte Stellung der Gelenke. Diese Erscheinung, welche ausführlich zuerst von Volkmann gewürdigt wurde, hat Brondgeest Veranlassung gegeben zur Annahme eines Reflextonus. Wenn wir prüfen wollen, ob der geköpfte Frosch bei dieser Bewegung Anpassungsvermögen zeigt, so werden wir Versuche anzustellen haben, bei welchen das Ziel dieser Bewegung, nämlich die richtige Lagerung der Hinterbeine, nur mit Ueberwindung von Schwierigkeiten zu erreichen ist. Wird das Ziel mit Umgehung der Hindernisse erreicht, und müssen wir uns sagen, dass maschinenartige Vorrichtungen dasselbe nicht würden haben leisten können, so werden wir, ganz analog wie bei den Thieren ohne Grosshirn, Anpassungsvermögen auch im Rückenmark annehmen müssen.

Zunächst will ich kurz eines Versuches erwähnen, der sich unbrauchbar erwies zur Erledigung unserer Frage. Der Plan, der mich bei Anstellung dieses Versuchs leitete, war, es so einzurichten, dass das Thier, wenn es das eine Bein an den Leib zog, durch dieselbe Bewegung zugleich das andere Bein vom Rumpf abziehen musste. Indem es so auf der einen Seite seinen Zweck

erreichte, bereitete es sich auf der anderen genau denselben Missstand, den es ausgleichen wollte. Ich erwartete, dass bei diesem Versuch das nur noch Rückenmark besitzende Thier, wenn es einen Complex von Reflexapparaten darstelle, rein maschinenmässig verfahren werde, während ein unversehrter Frosch im selben Falle durch sein Verhalten zu erkennen geben könnte, dass ihm ein zweckloses Hin- und Herziehen der Beine nicht gefalle. Den Versuch stellte ich so an: Ich befestigte den Rumpf des Frosches auf einem Brettchen und brachte in einiger Entfernung hinter ihm in der Verlängerung der Mittellinie seines Körpers auf dem Brett eine horizontal drehbare Rolle an. Um die Rolle legte ich einen Faden, dessen Enden ich an den Füssen des Frosches befestigte. Die Länge des Fadens wählte ich so, dass wenn ich das eine Bein des Frosches in gebeugter Stellung an die Seite des Rumpfes legte, der an dem Fuss angebundene Faden so angezogen wurde, dass er durch Vermittelung der Rolle den Fuss der anderen Seite herabzog und dadurch das Bein in gestreckte Haltung brachte. Ich dachte nun, dass der Frosch ohne Hirn alsbald das gestreckte Bein an den Leib ziehen und dadurch das gebeugte der anderen Seite strecken werde. So würde dann ein bis zur Ermüdung sich wiederholendes Auf- und Niederziehen der Beine erfolgen. Allein es kam anders. In der That zieht der enthirnte Frosch nach einiger Zeit das gestreckte Bein an, aber nicht lebhaft genug, um das andere dadurch herunterzubringen, sondern das Bein blieb auf halbem Wege halb gebeugt liegen, während das andere nur zum Theil herabgezogen wird. In dieser mittleren Stellung verbleiben dann beide, ohne dass es zu kräftigeren Bewegungen käme, aus denen man brauchbare Schlüsse machen könnte.

Wenn dieser Versuch im Stich liess, so bewährte sich dafür der folgende um so besser. Man gebe einem Frosch, dem man zuvor das grosse Gehirn genommen hat, die Stellung, wie sie auf der Abbildung sichtbar ist. Man verschränke also die Hinterbeine derartig ineinander, dass die Dorsalfläche des einen Fussgelenks umgriffen wird von der Dorsalfläche des anderen Fussgelenks,

Fig. 8.



während beide Hüftgelenke und Kniegelenke gebeugte Haltung haben und die gekreuzten Füsse auf den Rücken des Thieres zu liegen kommen. Der Frosch sträubt sich anfangs gegen diese wunderliche Lagerung seiner Gliedmaassen, und strebt danach, sie schleunigst wieder auseinander zu legen. Wenn man ihn aber eine Weile in der angegebenen Lage festhält, so beruhigt er sich allmälig und bleibt nach Entfernung der Hände mit gekreuzten Beinen liegen. Nach Verlauf einiger Minuten löst er plötzlich von selbst die Beine auseinander und bringt sie in die bekannte Stellung, welche Frösche im Ruhestand einzunehmen pflegen. Man schneide jetzt demselben Frosch den Kopf ab, und bringe dann seine Beine wieder in die verschränkte Stellung. Er wird sich auch nun anfangs sträuben, aber bald ruhig werden. Nach Entfernung der Hände bleibt er zunächst regungslos mit verschränkten Beinen sitzen. Dann sieht man ein Zucken in den Füssen, als wenn der Frosch die Beine auseinander legen wollte, aber er kommt nicht zum Ziel. Endlos zuckt abwechselnd bald der eine, bald der andere Fuss, niemals beide zusammen. Die Bewegungen führen nicht dazu, die verschränkten Beine zu lösen, sondern helfen eher den wunderlichen Knoten, welchen sie bilden, stärker zu schürzen. Der Erfolg dieses Versuchs ist durchaus constant. Ich habe, um mich vor dem Irrthum zu sichern, aus vereinzelten Beobachtungen eine Regel abzuleiten, den Versuch

sehr oft wiederholt. Ich habe z. B. einmal ein ganzes Dutzend enthirnter Frösche mit gekreuzten Beinen gelagert. Am anderen Morgen hatten Alle noch dieselbe Stellung inne. Auch Frösche, die ausser dem Rückenmark fast noch die ganze Medulla oblongata besitzen, sind doch ausser Stande die gekreuzten Beine zu lösen. Der Frosch verliert die Fähigkeit diese Verschränkung aufzuheben, wenn man ihm das ganze Gehirn bis zum Kleinhirn wegnimmt und dann noch das Kleinhirn sammt den Verbindungen desselben zur Medulla oblongata herauslöst. Ein solches Thier wird, wie ich schon oben erwähnt, noch athmen können; denn es hat noch das in der Medulla oblongata gelegene Athmungscentrum; aber es wird nicht mehr Fortbewegungen machen, weil ihm das Centrum für die Fortbewegung fehlt. Es wird ferner nicht mehr von selbst die Rückenlage in die Bauchlage verwandeln. Es wird endlich die verschränkten Beine nicht mehr freiwillig lösen. So haben wir also wieder, so zu sagen, ein Reagens auf Gehirn kennen gelernt. Wenn mir Jemand einen Frosch vorstellt mit der Angabe, dass das Thier einen queren Schnitt durch die grossen Nervencentren erhalten hat, so kann ich aus dem Ergebniss des eben beschriebenen Versuchs schliessen, wo der Schnitt gelegen ist. Löst das Thier die verschränkten Beine nicht von einander, so liegt der Schnitt bestimmt hinter dem Kleinhirn. Werden sie von einander gelöst, so befindet sich der Schnitt vor dem Kleinhirn.

Warum löst der enthirnte Frosch die verschränkten Beine nicht? Nicht etwa, weil er nicht im Stande wäre, sie zu lösen. Verfährt man bei dem Versuch nicht vorschriftsmässig, schlingt man die Beine derb anfassend durcheinander und lässt das Thier sogleich los, so wird man sehen, dass er sie sofort von einander löst. Nur wenn man ihn so lange vorsichtig fixirt, bis die unmittelbar nach der Verschränkung eintretenden Bewegungen aufgehört haben, nur dann verharrt das beruhigte Thier in der gegebenen Lage. Nach einiger Zeit beginnen dann die geschilderten zuckenden Bewegungen der Füsse, welche den Anschein ge-

währen, als wenn das Thier die unbequeme Lage ändern will, aber nicht kann. Kommt man ihm jetzt zur Hülfe, indem man den Frosch in beliebiger Weise reizt, z. B. ihn mit der Pincette kneipt oder irgendwo ätzt, so löst er die Beine sofort. Als Nebenwirkung der Reizung sehen wir also in diesem Falle ausser sonstigen Reflexerscheinungen, immer eine Lösung der Verschränkung. Der enthirnte Frosch vermag demnach sehr leicht die Füsse zurecht zu lagern. Wenn er es, sich selbst überlassen, nicht thut, so müssen besondere Gründe dafür vorhanden sein. Dass die abnorme Lagerung der hinteren Gliedmaassen als Reiz wirkt, ist unzweifelhaft, da ja fortwährend Zuckungen der Füsse erfolgen. Gleichwohl wird der Zweck die richtige Lagerung der Beine an den Leib nicht erreicht. Das im Wege stehende Hinderniss, die Verschränkung der Beine, ist gewiss nicht erheblich. Der des Grosshirns beraubte Frosch besiegt es leicht und lagert die Beine vorschriftsmässig. Indem er die Beine aus der Verschränkung löst, bevor er sie an den Leib lagert, scheint er mit Anpassungsvermögen zu handeln. Der des ganzen Gehirns entbehrende Frosch weiss das der richtigen Lagerung entgegenstehende Hinderniss nicht zu überwinden. Er hat kein Anpassungsvermögen. Das Zucken der Füsse ist bei ihm eine einfache Reflexbewegung.

Man könnte vielleicht daran denken, dass der enthirnte Frosch deshalb die Beine nicht zu lösen vermag, weil er weniger Kraft entwickelt in Folge der erlittenen schweren Verwundung. Dieser Einwand ist sicher ohne Bedeutung. Ich habe einem Frosch die Medulla oblongata von dem Rückenmark durch einen queren Schnitt so vorsichtig getrennt, dass das vordere Thierstück regelmässig weiter athmete. Der dem Hirneinfluss entzogene Rumpf und die Gliedmaassen blieben tagelang äusserst reizbar. An den verschränkten Gliedmaassen sah man immerwährend sehr lebhafte Bewegungen des Fusses, aber die Verschränkung blieb bestehen.

Nach alledem müssen wir im Rückenmark ein einfaches reflectorisches Centrum annehmen, dessen Aufgabe darin besteht,

auf den Reiz hin, welchen die Streckung der hinteren Gliedmaassen ausübt, mit einer Zusammenziehung der Beugemuskeln zu antworten. Dies Centrum hat kein Anpassungsvermögen. Dagegen scheint der behirnte Frosch in dieser Sphäre Anpassungsvermögen zu entwickeln. Oben hatte ich gesagt, dass das Anpassungsvermögen in manchen Fällen untrennbar verbunden scheint mit dem Centrum für gewisse Thätigkeiten. Hier scheint die Sache anders zu liegen. Das Centrum, welches der Anziehung der hinteren Gliedmaassen vorsteht, befindet sich im Rückenmark, während der Sitz des Organs, welches ein der Ausführung dieser Bewegung entgegenstehendes Hinderniss überwindet, weiter nach vorn im Gehirn gelegen ist. Ich glaube indess, man kann den ganzen Vorgang erklären, ohne Anpassungsvermögen nöthig zu haben. Der geköpfte Frosch zeigt das Bestreben, die gestreckten Beine an den Leib zu ziehen, und wir nehmen daher mit Recht an, dass im Rückenmark ein entsprechendes einfaches Reflex-Centrnm besteht. Durch dieses Centrum werden in Thätigkeit gesetzt die Muskeln, welche Beugung im Hüftgelenk, Beugung im Kniegelenk und Dorsalflexion im Fussgelenk zu Stande bringen. Wenn ich dem Frosch die Beine verschränke, so sind die Beine in den ersten beiden Gelenken gebeugt. Nur die Dorsalflexion im Fussgelenk fehlt. Dem Bestreben, diese zu bewirken, gelten die andauernden Zuckbewegungen der sich gegenseitig hindernden Füsse. Dass der Frosch, welcher nur des Grosshirns beraubt ist, dieses Hinderniss ohne Schwierigkeit überwindet, deute ich mir so: Auch er besitzt natürlich dasselbe einfache Centrum im Rückenmark wie der geköpfte Frosch. Gleichzeitig mit diesem Centrum wird aber bei ihm ein anderes Centrum im Gehirn erregt, welches in den Vierhügeln und im Kleinhirn seinen Sitz hat, nämlich das Centrum, welches der gehörigen Lagerung des Körpers und der Gliedmaassen vorsteht*). Dass der geköpfte Frosch dieses

*) Dies ist das Centrum, auf das auch Cayarde aufmerksam gemacht hat (Journ. de l'anatomie et de la physiologie, 1868. S. 350).

Centrum nicht mehr besitzt, dafür lässt sich Verschiedenes anführen. Der Enthauptete lässt sich auf den Rücken legen, ohne freiwillig in die Bauchlage zurückzukehren. Er zieht zwar die gestreckten Gliedmaassen an den Leib, aber die Lage der Zehen z. B. wird nicht mehr sorgfältig inne gehalten. Man sieht ihn beliebig lange mit verdrehten Vorder- und Hinterfüssen daliegen. So ruft bei dem geköpften Frosch auch die Verdrehung der Beine, wie sie mit der angegebenen Verschränkung verbunden ist, keine Erregung hervor, weil das dafür empfängliche Centrum fehlt. Im Frosch, der noch das Kleinhirn besitzt, ist es noch zum Theil wenigstens vorhanden, und dieser löst daher die verschränkten Beine. Er entwickelt dabei wie ich glaube, nicht nothwendig Anpassungsvermögen, sondern das Ergebniss, die glückliche Lösung der Verschränkung kommt zu Stande durch die Erregung mehrerer verschiedenartiger Reflexcentren.

Dass auch der geköpfte Frosch die Verschränkung sofort aufhebt, wenn man ihn in irgend einer anderen Weise reizt, ist an sich klar. Man vergegenwärtige sich die auf diesen Reiz gewöhnlich folgende Stellung der Gliedmaassen, so wird ersichtlich, dass die dazu in Thätigkeit gesetzten Muskeln ganz von selbst nebenher die bestehende Kreuzung der Beine aufheben müssen.

Mag man nun über die Gründe für die Lösung der verschränkten Gliedmaassen beim Frosch, der noch Grosshirn hat, denken wie man will, jedenfalls wird man zugeben, dass der Frosch, welcher bloss noch Rückenmark besitzt, nichts weniger kundgiebt als Seelenvermögen. Der Versuch scheint mir insbesondere sehr geeignet, um zunächst für diesen Fall eine Annahme von Auerbach zu widerlegen. Dieser Forscher, dessen besonnenes, klares Urtheil im Uebrigen volle Anerkennung verdient, glaubt, dass das enthauptete Thier in seinen Gegenbewegungen von einer Raumanschauung, vorzüglich von einer räumlichen Anschauung seines Körpers geleitet werde*).

*) Günsburg's Zeitschrift für klin. Medicin. Jahrg. IV. S. 486.

Wir wissen, dass der enthirnte Frosch durch die Verschränkung der Gliedmaassen eine fortdauernde Reizung erfährt, wie die wiederholten Zuckungen der Füsse beweisen. Wenn er eine räumliche Anschauung von der Lage seines Körpers hätte, so könnte er leicht durch eine zweckentsprechende Bewegung jene Reizung loswerden. Da er dieses nicht zu Wege bringt, so scheint es nicht glaubhaft, dass er diese Raumanschauung besitzt.

Wir wenden uns jetzt zu einer anderen Bewegung des geköpften Frosches, um auch an dieser zu prüfen, ob die Art und Weise ihrer Ausführung uns erlaubt, auf Seelenvermögen im Rückenmark zu schliessen.

Wie in der zweiten Abhandlung dieses Schriftchens mitgetheilt wurde, umfasst der geköpfte männliche Frosch den ihm an die Brust gedrückten Finger krampfhaft. Schwerlich wird Jemand annehmen, dass bei diesem Umklammerungskrampf psychische Vorgänge wesentlich einwirken. Es handelt sich hierbei offenbar um einen einfachen Reflexkrampf, ausgehend von einem im Rückenmark gelegenen Centrum, welches durch mechanische Erregung der Haut der Brust und der Innenfläche der Arme zur Thätigkeit angeregt wird. Zum Ueberfluss will ich noch folgenden Versuch anführen, der beweist, dass bei dieser Bewegung kein Anpassungsvermögen bemerkbar ist. Wenn man einen geköpften männlichen Frosch in der Rückenlage auf einem Brettchen befestigt und ihm mit dem Zeigefinger der einen Hand die Brusthaut drückt und reibt, so fahren die beiden Arme wie eine losgelassene elastische Feder auf den Finger zu. Hindert man nun den einen Arm des Frosches daran, die Umklammerung des Zeigefingers zu vollziehen, indem man z. B. mittelst der andern freien Hand die Hand des Frosches wegdrückt, so nimmt man keinerlei Abänderungen der Muskelaction wahr, aus der man etwa abnehmen könnte, dass das Thier bedacht ist, den erstrebten Zweck, nämlich die Umklammerung des Fingers mit Beseitigung des entgegenstehenden Hindernisses zu erreichen. Eine kleine Bewegung des Froscharms nach vorn oder rückwärts würde ihn sogleich von der Hemmung befreien, aber nichts derart erfolgt.

So giebt das Thier also auch bei diesem Act keine Spur von Anpassungsvermögen zu erkennen. Beiläufig sei noch bemerkt, dass eine Andeutung des Umklammerungskrampfes auch bei Weibchen zu beobachten ist. Die Erscheinung ist bei ihnen viel schwächer, weil die dazu nothwendige Muskulatur im Vergleich zu der des Männchens sehr wenig entwickelt ist*).

Hat es uns bei den bisher betrachteten Bewegungsacten des geköpften Frosches wenig Mühe gemacht, sie als einfache, von keinem Anpassungsvermögen beeinflusste, Reflexbewegungen zu kennzeichnen, so wird unsere Aufgabe bei Weitem schwieriger, wenn wir jetzt daran gehen, die Natur der Abwehrbewegungen aufzuklären. Bekanntlich macht das enthauptete Thier, wenn man seine Haut irgendwo reizt, Bewegungen, welche fast durchweg den Character der Zweckmässigkeit haben. Kneipt man ihn irgendwo, so wird das verletzende Werkzeug mit einer der Gliedmaassen fortgeschleudert. Betupft man ihm die Haut mit Säure, so wird die gereizte Stelle sorgfältig abgerieben. Die Mannichfaltigkeit dieser Bewegungen ist erstaunlich. Sie wechseln nicht bloss je nach der Form der Reizung, die man anwendet. Auch wenn man genau dieselbe Hautstelle in derselben Weise reizt, sieht man zu verschiedenen Zeiten das geköpfte Thier in abweichender Weise verfahren. Bald wird die eine, bald die andere Gliedmaasse thätig, um den Angriff abzuwehren. Im Allgemeinen ist es, wie Volkmann nachwies, Regel, dass zuerst die Gliedmaassen der verletzten Seite gebraucht werden. Erst bei längerer Dauer des Angriffs oder intensiverer Reizung sieht man auch die Gliedmaassen der anderen Seite in Bewegung gerathen. Ich brauche hier nicht darauf zurückzukommen, dass die hohe Zweckmässigkeit dieser Bewegungen nichts dafür beweist, dass sie von einem im Rückenmark thätigen Seelenvermögen abhängen. Auch die grosse Mannichfaltigkeit in der Form der Bewegungen ist an sich kein Grund, sie als Ausfluss von Seelenthätigkeit anzusehen. Wie ebenfalls schon früher auseinandergesetzt wurde, müsste eine

*) Vgl. Ecker, Anatomie des Frosches. S. 48.

etwa im Rückenmark wohnende Seele, um jene Bewegung nicht bloss wollen, sondern ausführen zu können, die dazu geeigneten Mechanismen gesondert zur Verfügung haben. Sind aber die Mechanismen erst da, so können sie in ihrer vollen Mannichfaltigkeit sich abspielen auch ohne das Zuthun einer Seele. Kurz wir müssen andere Proben verlangen, wenn wir Seelenvermögen im Rückenmark annehmen sollen. Wir müssen auch hier suchen, ob das enthirnte Thier, ähnlich wie das unversehrte Geschöpf das Ziel der Abwehrbewegungen auch dann erreicht, wenn ihm besiegbare Hindernisse in den Weg gelegt werden, wenn es mit einem Wort Anpassungsvermögen äussern muss.

In dieser Form ist die Aufgabe bereits von früheren Forschern auf diesem Gebiete richtig gestellt, aber meiner Ansicht nach nicht von Allen vorurtheilsfrei verfolgt worden. Man ist jetzt wohl ziemlich allgemein der Meinung, dass durch die bekannten Versuche Pflüger's in dieser Richtung nichts bewiesen worden ist. Meines Wissens wenigstens haben Alle, welche seit dem Erscheinen der Pflüger'schen Schrift sich eingehend mit dem Studium der Bewegungen der Enthaupteten beschäftigten, sich gleich mir darüber ausgesprochen. Ich nenne Lotze, Auerbach, Schiff*) und Sanders-Ezn**). Pflüger sah, dass ein Frosch, dem er ein Bein amputirt hatte, das unverletzte Bein der entgegengesetzten Seite zum Abwischen einer mit Essigsäure betupften Stelle benutzte, während das unverstümmelte Thier im selben Fall das Bein derselben Seite dazu verwendete. Er glaubt, das Thier suche und finde in diesem Versuche ein neues Mittel zur Abwehr, nachdem das gewohnte nächstliegende durch die Amputation vernichtet ist. Erwägt man aber, dass der nicht amputirte geköpfte Frosch keineswegs immer dieselbe Gliedmaasse benutzt, sondern ausnahmsweise auch die der anderen Seite neben jener verwerthet, so verliert Pfüger's Gedankengang die überzeugende Wirkung. Die Benutzung der unverstümmelten Glied-

*) Lehrbuch der Physiologie des Menschen. S. 218.

**) Arbeiten aus der physiologischen Anstalt zu Leipzig. Jahrgang II. 1867. S. 17.

maasse ist in diesem Fall nicht ein neues, durch einen psychischen Act aufzufindendes Mittel, sondern der Ausdruck eines ebenso genau vorgearbeiteten Reflexmechanismus, wie es der auf der anderen Seite ist. Dass die andere Seite ihr Spiel nicht einstellt, obwohl sie zwecklos arbeitet, sieht man an den zuckenden Bewegungen des amputirten Stumpfes. So scheint mir also das von Pflüger angegebene Experiment nur eine Bestätigung des Volkmann'schen Satzes zu enthalten, dass ein Reiz, zumal ein intensiver nicht bloss zweckmässige Bewegungen einer, sondern mehrerer Gliedmaassen auslöseu kann.

Weit werthvolleres Material für die Beleuchtung unserer Frage liefern einige Versuche von Auerbach, welche leider zu wenig bekannt geworden sind, und die ich daher mit den Worten des Verfassers ausdrücklich wiedergeben will. Auerbach schreibt:*) „Wenn man einen enthaupteten Frosch auf den Rücken gelegt und er nach einiger Zeit seine Beine wie gewöhnlich an den Leib gezogen hat, und man benetzt nun die Haut über einer Wade oder die Plantarseite des Tarsus, so ist die eintretende Bewegung folgende: Das Thier streckt beide Beine aus, nähert sie zugleich gegeneinander, so dass sie sich in der Verlängerung der Mittellinie des Körpers begegnen, und reibt nun ihre unteren Partieen mit den Plantarseiten aneinander durch alternirende Beuge- und Streckbewegungen. Diese Bewegungen gehen ziemlich in derselben Ebene vor sich, in welcher der Rumpf des Thieres liegt. Ich variirte nun dieses Experiment in folgender Art: Den geköpften Frosch legte ich mit dem Rücken auf ein Brettchen und befestigte auf diesem den Rumpf mit vier Drahtnägeln dermaassen, dass er unverrückbar war, indem ich zwei der Nägel durch die Haut der Halswunde, die beiden anderen durch die Haut der Lendengegend in das Brettchen schlug. Jetzt erfasste ich den einen, z. B. den linken Fuss, streckte das Bein in Knie- und Fussgelenk, hob es durch Flexion im Hüftgelenk bis beinahe zu

*) Günsburg's Zeitschrift für klin. Medicin. Jahrg. IV. Hft. IV. S. 487.

senkrechter Richtung und spreizte es zugleich durch Abduction nach Aussen. Das Thier strebte kräftig sich loszuarbeiten, aber ich hielt den Fuss fest und betupfte die oben bezeichnete Stelle mit Schwefelsäure. Beruhte nun die dort geschilderte Gegenbewegung auf einem bestimmt angelegten Reflexprozess, so wäre nicht einzusehen, warum das rechte Bein jetzt nicht ebenfalls in der Ebene des Rumpfes die abwechselnden Streckungen und Beugungen hätte machen sollen. In der ersten Hast verfehlte in der That das Thier die gereizte Stelle; sehr bald aber richtete es das Bein mehr in die Höhe, führte es zugleich weit nach der linken Seite hinüber und erreichte so die schmerzende Gegend, welche dann in dieser ungewöhnlichen Stellung gerieben wurde.“

„In diesem Experimente war der schmerzende Theil in veränderter Lage. Man hat aber häufig Gelegenheit zu beobachten, dass nach einer Reizung die erste Gegenbewegung verschieden ausfällt, je nachdem das reibende Glied vor Beginn jener sich in verschiedenen Lagen befunden hat.“

„Wenn man eine Stelle der Brust- oder Oberbauchgegend benetzt und das im Atlas durchschnittene Thier seinen Arm auf derselben Seite gerade vorn liegen hat, so wischt es die geätzte Stelle einfach durch abwechselnde Streckungen und Beugungen jenes Arms. Liegt aber der Frosch zur Zeit der Reizung zufällig mit dem Rücken auf diesem Arm, so dass der letztere sich zwischen Rücken und Tisch befindet, so kann das Strecken und Beugen des Arms in dieser Lage zu keiner Reibung der Vorderfläche des Rumpfes führen; deshalb bringt der Frosch den Arm erst nach vorn herum und fängt dann an zu reiben.“

„Aehnliche einleitende Bewegungen sehen wir in anderen Fällen die Hinterextremitäten vornehmen, wenn sie für die Reizung bestimmter Stellen sich in ungünstiger Stellung befunden haben.“

„Also wenn die chemische Reizung einer Körperstelle ein bestimmtes Glied in Thätigkeit setzt, so ist die Bewegung desselben nicht immer genau dieselbe; aber immer läuft sie darauf hinaus, dass die gereizte Stelle gerieben wird.“

„Wenn man alle diese Erscheinungen in Betracht zieht, so kann man nicht anders als glauben, dass diese Reibung der geätzten Stelle als vorgestellter Zweck, das Treibende jener Bewegung ist, und dass dieses Streben bestimmt wird durch eine localisirte Empfindung des Schmerzes und geleitet durch eine Gebrauchskenntniss der motorischen Apparate.“

Auerbach's Experimente sind sehr interessant, und die aus ihnen gezogenen Folgerungen gewiss nicht ohne Berechtigung. Ich kann mir sehr wohl denken, dass Vielen die von ihm gegebene Begründung genügen wird, um das Vorhandensein von Seelenvermögen im Rückenmark als gesichert anzunehmen. Mir genügen seine Gründe nicht. Nicht etwa dass ich, weil der geköpfte Frosch beim Anziehen der Beine oder beim Umarmungskrampf kein Seelenvermögen äussert, nun durchaus geneigt wäre, ihm auch im Uebrigen Seele abzusprechen. Im Gegentheil, weil ich erwiesen habe, dass nach Verstümmelung des Gehirns Seelenvermögen in gewissen Sphären bleibt, in anderen erlischt, bin ich an sich dem Gedanken durchaus nicht abhold, dass auch das geköpfte Thier noch für eine kleine Sphäre, nämlich für die der Abwehrbewegungen, mit Anpassungsvermögen d. i. mit Seelenvermögen ausgestattet sein könne. Aber ich verlange, um das annehmen zu können, allerdings überzeugende Beweise. Mein Standpunkt bleibt der, dass ich so lange als irgend möglich mit der Annahme auszukommen suche, dass die Bewegungen, welche ich sehe, von maschinenartigen Vorrichtungen abhängen. Erst dann, wenn die Bewegungserscheinungen so verwickelter Natur scheinen, dass mein Denkvermögen nicht ausreicht, um mir eine Maschine vorzustellen, die das alles verrichtet, erst dann entschliesse ich mich dazu, zu sagen: Hier spielt das mit, was wir Seele nennen. Solchen strengen Anforderungen gegenüber scheinen mir auch Auerbach's Versuche nicht beweiskräftig, wie ich sogleich erläutern will.

Es steht vollkommen fest, was Auerbach in seinen Experimenten zeigt, dass der geköpfte Frosch seine Gegenbewegungen

nicht blos nach dem Orte und der Form der Reizung, sondern einigermaassen auch nach der Lagerung seiner Körpertheile einrichtet. Auch Sanders-Ezn*) hat diesen Umstand bei seinen Untersuchungen berücksichtigt. Mir scheint aber die Regulirung der Bewegung je nach der Lagerung des Körpers noch in das Bereich dessen zu fallen, was eine allerdings recht verwickelte Maschinenvorrichtung zu leisten vermag. Wir kennen in jedem Augenblick mit grosser Genauigkeit die Lagerung unserer Körpertheile zu einander. Wenn wir aus dem Schlaf erwachen, so brauchen wir uns nicht erst durch das Gesicht oder Getast zu unterrichten, wie unsere Gliedmaassen zu einander liegen, sondern wir wiss n das sofort. Begreiflicher Weise erhält unsere Seele ihre Kenntniss von der Lage unseres Körpers durch die Erregungen centripetaler Nerven, die fortwährend den grossen Nervencentren zuströmen. Die Summe dieser Erregungen muss bei jeder Körperhaltung eine andere sein; denn sonst würde die Seele die verschiedenen Körperhaltungen nicht unterscheiden können. Wenn es aber feststeht, dass diese Erregungen auf die Seele wirken, so ist es auch möglich, dass sie auf die im Rückenmark gelegenen mechanischen Centren wirken, und wenn zugegeben wird, dass die Summe der Erregungen bei jeder Körperhaltung verschieden ist, so muss auch die Einwirkung auf die Rückenmarkscentren in jedem Falle eine andere sein. Kurz es ist denkbar, dass die Muskelcombinationen, welche in Thätigkeit gerathen, wenn eine Körperstelle in irgend einer Weise gereizt wird, jedesmal regulirt werden durch die im selben Augenblick vorhandene Körperhaltung. Genauer betrachtet ist diese Regulirung nicht wunderbarer als die andere, dass die Muskelcombination sich ändert nach der Form und der Angriffsstelle des Reizes.

Vielleicht wird mancher Leser den Kopf schütteln zu der Ausdehnung von Regulirungsfähigkeit, welche ich noch mit dem Begriff der Maschinenvorrichtung vereinbar halte. Schon bei Ge-

---

*) C. Ludwig, Arbeiten aus der physiologischen Anstalt zu Leipzig. Jahrg. 1867. S. 3.

legenheit der Besprechung der Bewegungen, welche Thiere mit verstümmeltem Gehirn zeigen, habe ich mich ausführlich über diese Materie ausgesprochen. Es ist indess bei der Schwierigkeit dieser Fragen vielleicht nicht überflüssig, wenn ich hier nochmals an einem Beispiel zeige, wo für mich der Begriff Maschine aufhört und die Seele anfängt.

Als Kempelen seine Schachmaschine überall für Geld spielen liess, musste jeder Einsichtige wissen, dass der Zuschauer hier ein Opfer des Betrugs wurde. Es ist ganz undenkbar, dass in einer Maschine alle die unberechenbaren Combinationen des königlichen Spiels vorgesehen sein können. Deshalb musste eine Seele die Maschine regieren. Bekanntlich war in der That in dem Automaten ein kleiner Mensch verborgen, welcher die Arme der Maschine zu den verschiedenen Zügen lenkte. Wenn nun ein Thier Aehnliches leistet wie der Automat Kempelen's, d. h. wenn es auch in den Fällen zweckentsprechend handelt, welche als unberechenbar nach menschlicher Fassungskraft unmöglich in einer Maschinenvorrichtung vorgesehen sein konnten, dann schreibe ich dem Thier Seelenvermögen zu. An den Fröschen ohne Grosshirn sahen wir Bewegungserscheinungen, welche wirklich diese Probe aushalten. Wenn ein Thier ohne Grosshirn auch dann noch Hindernisse umgeht, wenn man ihm ein Bein angenäht hat, so kann diese Handlung nach menschlichem Denkvermögen nicht abhängen von einer vorgesehenen Einrichtung im Gehirn, welche wir Maschine nennen dürfen; sondern das Thier muss Seelenvermögen haben. Die Untersuchung, welche feststellen soll, ob auch die Abwehrbewegungen des geköpften Frosches Anpassungsvermögen verrathen, wird ähnliche Wege einzuschlagen haben. Wir werden das Thier unter Bedingungen bringen, von denen wir annehmen, dass sie in einer Maschinenvorrichtung nicht vorgesehen sein können, und dann zusehen, ob das Thier unter so erschwerenden Verhältnissen ebenso das richtige Mittel findet, einen bestimmten Zweck zu erreichen, wie das unverstümmelte Thier.

Gleich den früheren Beobachtern habe auch ich das Studium

der Bewegungen, wie sie nach Aetzung mit Säure eintreten, zur Grundlage meiner Untersuchungen gemacht. Diese Bewegungen empfehlen sich deshalb, weil sie sehr constant erfolgen. Aus der grossen Zahl von Versuchen, die ich in dieser Richtung angestellt habe, will ich nur diejenigen herausheben, deren Ergebniss geeignet schien, meine Ueberzeugung in dieser Frage wankend zu machen.

Das mit Anpassungsvermögen ausgestattete Thier ist, wie wir sahen, auch dann im Stande einen bestimmten Zweck zu erreichen, wenn man in dem Getriebe der Mechanismen, welche gewöhnlich dabei thätig sind, erhebliche Störungen anrichtet, während ein einfacher Mechanismus im Sinne unserer Maschinen leicht leistungsunfähig wird, wenn man einen Theil seines Räderwerks vernichtet. Von diesem Gedankengange geleitet, stellte ich folgende Versuche an:

Ich zerbrach einer Anzahl geköpfter Frösche beide Oberschenkel, brachte sie in die Bauchlage und reizte bei jedem die Haut der Kreuzgegend unweit der Mittellinie durch Aufpinselung von Essigsäure. Fast Alle trafen trotz dieses störenden Eingriffs mit dem Fusse der zerbrochenen Gliedmaasse die geätzte Stelle. Dasselbe Ergebniss erhielt ich, als ich eine Anzahl anderer geköpfter Frösche an derselben Stelle reizte, denen ich zuvor beide Unterschenkel zerbrochen hatte.

Einem grossen enthaupteten Frosch zerbrach ich den rechten Oberschenkel, und schob die beiden Bruchenden des Knochens so weit über einander, dass der Oberschenkel erheblich verkürzt wurde. Dann band ich die Bruchenden mit Eisendraht zusammen, so dass die verkürzte Gliedmaasse wieder Festigkeit erhielt. Hierauf amputirte ich den linken Schenkel und reizte die Rückenhaut rechterseits mit Essigsäure. Auch dieses Thier traf mit der verunstalteten verkürzten Gliedmaasse richtig die geätzte Stelle.

Nach kurzer Ueberlegung musste ich mir sagen, dass diese Versuche nicht beweisen, dass das geköpfte Thier mit Anpassungsvermögen handelt. Wenn man das Verfahren des geköpften Thieres mit unversehrten Beinen bei Aetzung derselben Hautstelle genauer betrachtet, so sieht man, dass das Thier keineswegs blos

gerade die geätzte Stelle reibt, sondern in ziemlicher Ausdehnung in der ganzen Nachbarschaft mit dem Fusse herumfährt. Denkt man sich nun, dass bei dem Thier mit zerbrochenem oder verkürztem Schenkel genau dieselben Muskelcombinationen in derselben Reihenfolge und mit der gleichen Intensität der Zusammenziehung arbeiten, so leuchtet es ein, dass auch mit der verunstalteten Gliedmaasse die geätzte Stelle getroffen werden kann. Man ist nicht genöthigt anzunehmen, dass das Thier nach dem störenden Eingriff anders handelt, als es ohne denselben gethan hätte.

Weit weniger leicht war mir die Entscheidung nach einigen anderen Versuchen.

Ich nähte einem geköpften Frosch die Haut über der linken Achillessehne an die Haut der rechten Kniekehle fest. Dann pinselte ich linkerseits auf die Kreuzgegend Essigsäure. Das Thier wischte sich die gereizte Stelle mit dem linken Fuss ab, obwohl dieser in seinen Bewegungen durch den angehefteten rechten Schenkel schwer gehemmt war.

Um den Plan, welcher mir bei dem folgenden Versuch vorschwebte, zu verdeutlichen, will ich einige Bemerkungen voraufschicken:

In meiner Kindheit sah ich in einer Jahrmarktsbude einen Automaten in Gestalt einer ballmässig kostümirten Dame, mit welcher der Schausteller im Saale herumtanzte. Nachdem er sie auf ihren Platz zurückgeführt, zog die Dame zum Staunen des Publikums ihr Taschentuch und wischte sich die scheinbar schwitzende Stirn. Die Bewegung wurde höchst graziös ausgeführt, und sämmtliche Gelenke der Gliedmaasse fungirten dabei in entsprechender Weise. Wie unterscheidet sich nun eine solche Bewegung eines Automaten von der eines beseelten Menschen? In der dargestellten Form, wenn keine Hindernisse da sind, gar nicht. Gesetzt aber ich störe das Spiel des Automaten-Arms, indem ich z. B. das Ellbogengelenk im rechten Winkel feststelle, so wird, wenn der Arm die nicht gehemmten Bewegungen in den anderen Gelenken in derselben Weise wie früher ausführt, die

Stirn von der Hand nicht mehr erreicht werden, weil die sonst dazu mithelfende Beugung des Ellbogengelenks gehindert ist. Unter denselben Verhältnissen wird der beseelte Mensch gleichwohl den erstrebten Zweck, die Berührung der Stirn erreichen. Bringe ich bei ihm das Ellbogengelenk in eine fixirte anchylotische Stellung von einem rechten Winkel, so wird er dennoch mit den Fingern desselben Armes die Stirn berühren können, weil er zum Ersatz für die fehlende Beugung im Ellbogengelenk eine um so stärkere Beugung im Handgelenk vollführt. Er handelt eben mit Anpassungsvermögen. Auf Grund solcher Betrachtungen stellte ich das folgende Experiment an:

Ich nagle den Rumpf eines geköpften Frosches auf einem Brette in der Bauchlage fest. Auch die Arme werden auf der Unterlage unbeweglich fixirt. Hierauf nähe ich die Haut über der Achillessehne des rechten Beines zusammen mit der Achillessehne des linken Fusses. Wenn ich nunmehr den linken Fuss irgendwo auf dem Brette festnagle, so wird dadurch zugleich das mit ihm verbundene rechte Bein fixirt. Je nach der Stelle, an welcher ich den linken Fuss befestige, wird die Winkelstellung des rechten Hüftgelenks und Kniegelenks bestimmt werden. Ich nagelte nun den linken Fuss so fest, dass das rechte Bein folgende fixirte Lagerung erhielt. Die Achse des rechten Oberschenkels bildete mit der Mittellinie des Rumpfes einen Winkel von 90 Grad. Oberschenkel und Unterschenkel waren im Kniegelenk so genähert, dass ein Winkel von 70 Grad entstand. Auf solche Weise war das ganze Thier in der angegebenen Stellung unbeweglich gemacht, bis auf den rechten Fuss, welcher im Fussgelenk frei beweglich blieb. Jetzt pinselte ich auf die Haut der Kreuzgegend rechts von der Mittellinie etwas Essigsäure auf. Wenn ich dieselbe Stelle bei einem Thier mit ungefesselter Gliedmaasse reize, so wird das Bein in Hüftgelenk und Kniegelenk stark gebeugt und der Fuss erreicht durch Dorsalflexion im Fussgelenk leicht die geätzte Stelle. In unserem Falle sind Hüftgelenk und Kniegelenk in ungünstigen Winkelstellungen fixirt. Wenn das Thier, sagte ich mir, in dem ihm einzig freigelassenen Fussgelenk nur

die Bewegung ansführt, welche es bei vollkommen freiem Gebrauch der Gliedmaasse machen würde, so kann es nimmermehr die geätzte Stelle erreichen. Was geschieht aber? Der rechte Fuss wird in eine ungewöhnlich verstärkte Dorsalflexion gebracht, und da diese noch nicht zureicht, um die Zehenspitzen an den gereizten Punkt zu führen, so werden die Zehen in Hyperextension gebracht. Der Fuss, welcher bei ungefesseltem Bein unter sonst gleichen Bedingungen gerade bleibt, wird so stark gebogen, dass seine Dorsalfläche eine bedeutende Aushöhlung zeigt. Kurz in Folge der Fixirung der oberen Gelenke sehen wir als Ausgleichung eine ungewöhnliche zweckentsprechende Bewegung in allen Fuss- und Zehengelenken. Auf diese Weise gelangen die Spitzen der Zehen richtig bis zur geätzten Stelle, um dort unvollkommene Reibebewegungen auszuführen.

Das Ergebniss dieses Versuchs war ganz dazu angethan, mir die Meinung nahezulegen, dass das Thier in diesem Falle mit Anpassungsvermögen handelt. Nachdem ich aber über den Vorgang nachgesonnen, habe ich mich dennoch nicht entmuthigen lassen in dem Bestreben, auch diese so zweckentsprechende Abänderung in dem Thun des Thieres als das Werk einer Maschinenthätigkeit zu erklären. Um leicht verständlich zu sein, will ich wieder an den oben erwähnten Automaten anknüpfen. Der Mechanikus, welcher ihn baut, kann das Treibwerk, durch welches die Hand gegen die Stirn hin bewegt wird, so einrichten, dass es erst dann eine Hemmung erfährt, wenn die Finger die Stirn berühren. Die Bewegung der einzelnen Abschnitte des Automatenarmes werde z. B. durch Darmsaiten bewirkt, welche ähnlich wie die Sehnen unserer Muskeln befestigt sind. Bringt man das Uhrwerk in Gang, so werden die sämmtlichen Darmsaiten angezogen, der Arm leicht in allen seinen Gelenken gebeugt, bis die Finger die Stirn berühren, wodurch das Spiel des Uhrwerks unterbrochen wird. Wenn ich nun bei einer solchen Maschine das Ellbogengelenk unbeweglich feststelle, so werden zwar diejenigen Fäden, welche den Vorderarm im Ellbogengelenk beugen, vergeblich angespannt, dafür arbeiten aber die an der Hand befestigten mit

um so grösserem Erfolg. Das Uhrwerk bleibt länger in Thätigkeit, weil die Finger nicht sogleich die Stirn erreichen können. Dadurch werden die Sehnen, welche die Hand bewegen, stärker angespannt. Das Handgelenk wird demgemäss mehr gebeugt, und die Finger berühren schliesslich doch die Stirn. Also auch ein Automat ist denkbar, bei welchem die Fixirung eines Gelenks die schliessliche Erreichung eines bestimmten Zwecks nicht unbedingt verhindert. Aehnlich wie bei diesem Automaten denke ich mir nun auch den Vorgang beim geköpften Frosch. Die Haut wird durch Essigsäure gereizt. In Folge davon werden gewisse Nervencentren im Rückenmark stark erregt. Von diesen aus werden gewisse Muskelgruppen in Thätigkeit versetzt, deren Zusammenziehungen um so lebhafter werden, je länger es dauert, bis der Reiz entfernt oder auf andere Weise unterdrückt wird. Wenn ich nun die Haut der Kreuzgegend ätze, so gerathen in Thätigkeit die Muskeln, welche den Oberschenkel an den Leib ziehen und das Kniegelenk beugen. Ihre Wirksamkeit wird aber aufgehoben durch die fixirte Stellung des Ober- und Unterschenkels. Dagegen arbeiten mit steigendem Erfolg die mit der Fortdauer des Reizes immer heftiger angeregten Muskeln, welche Dorsalflexion im Fussgelenk und Extension der Zehen bewirken. So erkläre ich die schliessliche Erreichung des Zwecks, d. i. die Berührung der geätzten Stelle durch die forcirte Thätigkeit der gewöhnlich dazu angewandten Mittel. Da dasselbe geleistet werden kann von einer zweckmässig construirten Maschinenvorrichtung, so ist die Annahme von Seelenvermögen im Rückenmark durch diesen Versuch nicht erwiesen.

Auch der vorher erwähnte Versuch, in welchem ich die Haut über der Achillessehne der einen Seite zusammennähte mit der Haut der Kniekehle der anderen Seite, findet seine Erklärung unter der Annahme, dass die nach der Aetzung auf einfach reflectorischem Wege in Thätigkeit versetzte Muskulatur in forcirter Weise angestrengt wurde.

Nach diesen Erfahrungen war es meine Aufgabe, das Experiment so einzurichten, dass das Thier selbst durch eine forcirte

Anstrengung der gewöhnlich thätigen Muskeln das der Erreichung des Zwecks entgegenstehende Hinderniss nicht besiegen kann. Ich war bedacht das Hinderniss so anzubringen, dass es nur dann und zwar mit Leichtigkeit umgangen werden konnte, wenn das Thier, bevor es sich daran macht, den Reiz zu entfernen, zuerst durch eine völlig abweichende Bewegung die Gliedmaasse um das Hinderniss herumführen muss. Das Verfahren, welches ich bei diesen Experimenten einschlug, war folgendes:

Ich befestige einen geköpften Frosch in der Bauchlage mit Nägeln derartig auf einem Brettchen, dass nur die hinteren Gliedmaassen frei beweglich bleiben, von denen ich nach Bedürfniss auch noch eine oder die andere fixiren kann. Die Bewegungen, welche das Thier für gewöhnlich macht, sobald eine Stelle des Rumpfes mit Essigsäure gereizt wird, hatte ich zuvor genau studirt. Ich bringe nun auf dem Wege, den die Gliedmaasse zurückzulegen pflegt, um zu der geätzten Stelle zu gelangen, ein Hinderniss an, indem ich z. B. an passenden Punkten weit hervorragende Nägel ins Brett einschlage oder eine fixirte Scheibe aufstelle. Die Gliedmaasse stösst nach Reizung der Haut an das Hinderniss. Aendert sich nun das Muskelspiel, indem die Gliedmaasse ganz abweichende Bewegungen macht, um zunächst um das Hinderniss herumzukommen, so wird man dies als eine Kundgebung des Anpassungsvermögens ansehen können.

Derartige Versuche habe ich in grosser Menge angestellt. Ich überzeugte mich bald, dass der geköpfte Frosch unter solchen Verhältnissen keine Bewegungen macht, die man als Ausfluss von Seelenvermögen ausgeben müsste. Es war aber nöthig, um dieses Resultat gehörig abzuschätzen, vergleichende Untersuchungen an unversehrten Fröschen anzustellen. Ich habe solche in ganz derselben Weise auf dem Brette befestigt und beobachtet, wie sie sich verhielten, wenn ihre Haut irgendwo mit Essigsäure betupft und die gewöhnlich beim geköpften Frosch darauf folgende Bewegung durch ein aufgestelltes Hinderniss erschwert wurde. Meistens macht dann das Thier, statt auf das Abwischen der Säure bedacht zu sein, jene

unruhigen, zappelnden, unregelmässigen Bewegungen, welche andeuten, dass das Thier bestrebt ist sich loszureissen und zu flüchten. Die Seele des gefesselten unversehrten Frosches ist offenbar vorzugsweise in dieser Richtung thätig. Nur gelegentlich fährt der Fuss nach der geätzten Stelle und stösst auf das Hinderniss. Niemals sah ich aber, dass der Frosch irgend welches Geschick zeigte, das Hinderniss zu umgehen. Von einem methodischen, folgerichtigen Aufsuchen des ihm zur geätzten Stelle hin noch offen gelassenen Weges ist keine Rede. Machte ich dieselben Versuche mit Fröschen ohne Grosshirn, so verhielten sie sich im Ganzen ruhiger. Auch bei ihnen sieht man aber vorzugsweise solche Bewegungsacte, welche auf Losreissen und Flüchten hinzielen. So oft er Abwehrbewegungen zu machen versucht, zeigt er ebenso wenig Geschick, mit Umgehung des Hindernisses zur geätzten Stelle zu gelangen, wie der enthirnte Frosch.

Kurz der hirnbesitzende Frosch äussert in der Sphäre der Abwehrbewegungen ebenso wenig Seelenvermögen wie das enthirnte Thier.

Der behirnte Frosch hat das Manko, welches er hier zeigte, auf andere Weise so zu sagen gutgemacht. In der Sphäre der Fortbewegung und der Bewegungen zur Erhaltung des Gleichgewichts gab er unzweideutige Beweise von Seelenvermögen.

Dagegen habe ich keinen überzeugenden Beweis dafür gefunden, dass der hirnlose Frosch Seelenvermögen hat. Darum spreche ich es ihm ab.

Von den vielen Versuchen, durch deren Ergebniss mein Urtheil Begründung fand, will ich nur wenige Beispiele anführen:

Ich befestige Rumpf und linkes Bein eines geköpften Frosches in Bauchlage. Dann bringe ich zwischen Oberschenkel und Unterschenkel des frei beweglichen rechten Beines einen Porzellan-Spatel von $2\frac{1}{2}$ Centimeter Breite. Hierauf pinsele ich etwas Essigsäure auf die Kreuzgegend rechterseits. Das Thier stösst fortwährend mit der rechten Pfote gegen den Spatel, ohne den Versuch zu machen, das Hinderniss zu umgehen. Ein Mittel zum

Ziele zu kommen, besitzt das Thier in einer vorbereitenden Bewegung, die es sehr wohl im Stande ist auszuführen. Jedermann kennt die Bewegung, welche Frösche so häufig unmittelbar nach der Köpfung machen. Sie greifen mit beiden Hinterfüssen weit nach vorn in die Halswunde. Wenn das Thier eine solche Streckung im Kniegelenk mit gleichzeitiger Bewegung des Oberschenkels nach vorn machen wollte, so könnte es sehr bequem um den Spatel herumkommen und durch nachfolgende Kniebeugung zur geätzten Stelle gelangen. Allein er findet dieses scheinbar naheliegende Mittel nicht. Die geätzte Stelle bleibt ungeputzt.

Macht man denselben Versuch mit einem Frosch, dem man blos das Grosshirn genommen hat, so verläuft er wenig abweichend. Das Thier spritzt, nachdem man ihm die Essigsäure aufgepinselt hat, mit kräftigem Strahle Harn aus dem After, macht unruhige Bewegungen sämmtlicher gefesselter Gliedmaassen, stösst mit dem freibeweglichen Fuss ebenso fruchtlos gegen den Spatel, und weiss ebenso wenig die geätzte Stelle auf zweckentsprechende Weise zu erreichen wie der geköpfte Frosch.

Ein anderes Beispiel:

Ich befestige den Rumpf eines geköpften Frosches in der Bauchlage, wie in dem vorigen Versuch, lasse aber beide Hinterbeine ungefesselt. Dann lagere ich jederseits die Oberschenkel des Thieres so, dass ihre Achse mit der Mittellinie des Rumpfes einen Winkel von etwa 110 Grad bildet. Dicht neben der Haut der Kniekehle jederseits schlage ich in das Brett einen cylindrischen weit hervorragenden Nagel senkrecht ein. Dieser Nagel darf die Haut des Thieres nicht verletzen. Hierauf bringe ich beide Kniegelenke in ganz spitzwinklige Beugung, so dass jeder vorstehende Nagel von dem entsprechenden Schenkel umgriffen wird in derselben Weise, wie wir eine quer in die Kniekehle gelegte Stange umfassen, wenn wir die Wade dem Oberschenkel nähern. Das Thier verharrt ruhig in dieser Lage. Jetzt pinsele ich auf die Haut des äusseren Knöchels und den äusseren Fussrand beiderseits etwas Essigsäure. Die Bewegung, mit welcher

der ungefesselte enthauptete Frosch auf diesen Eingriff zu antworten pflegt, ist oft beschrieben. Er nähert beide Füsse einander, so dass sie sich hinter dem Rumpf in der Verlängerung der Mittellinie des Thieres treffen, und reibt dann die Füsse gegen einander. Auch in unserem Falle sehen wir diese Bewegung einleiten; aber es kann auf dem gewöhnlichen Wege eine Annäherung der beiden Füsse nicht erfolgen, weil die der Kniekehle jederseits anliegenden Nägel es nicht gestatten, das Bein auf dem geraden Wege nach hinten der Mittellinie zuzuführen. Obwohl zwecklos, dauern die zuckenden Bewegungen eine Weile fort, durch welche die Beine immer gegen die im Wege stehenden Nägel gedrückt werden. Der Frosch arbeitet gelegentlich auch mit den Füssen an den Nägeln herum, als wenn er sie wegdrücken wollte. Da mit einem Mal macht er mit den Oberschenkeln eine von der früheren ganz abweichende Bewegung. Er reisst sie ganz nach vorn an den Leib, entfernt damit die Knie von den Nägeln und kann nun frei von jeder Hemmung die Füsse zwischen den Nägeln aneinander reiben.

Der Frosch, welcher blos das Grosshirn eingebüsst hat, verfährt in derselben Lage ganz ähnlich, nur dass er bedeutend früher die Füsse nach vorn und von da mit Erfolg zwischen die Hemmungen bringt.

Dieses Beispiel habe ich deshalb angeführt, weil es scheinbar dafür spricht, dass der Frosch hier das richtige Mittel findet, um mit Erfolg die Hemmungen zu umgehen. Man wird indess anderer Meinung, wenn man genau das Verhalten des ungefesselten geköpften Frosches nach Reizung derselben Hautstelle beobachtet. Man sieht, dass dieser zunächst die Füsse aneinander reibt, dann die Schenkel kräftig an den Leib zieht und gelegentlich von Neuem die geätzten Stellen abputzt. Es hat keine Schwierigkeit den Wechsel der Bewegungen zu erklären. Unmittelbar nach der Reizung wird das Centrum im Rückenmark, welches die Wischbewegung leitet, in mächtige Erregung versetzt. Das Thier streckt die Beine nach hinten aus und reibt gegenseitig die Füsse. Aber eben dieser Act, die kräftige Streckung

der Beine wirkt wiederum als Reiz auf ein anderes Centrum im Rückenmark, durch welches das Anziehen der Beine veranlasst wird. So werden Bewegungsacte zweier verschiedener Centren nach einander durch denselben Reiz ausgelöst und daher der Wechsel der Erscheinungen. Stellt man den Versuch an einem unversehrten Thiere an, dessen Rumpf man befestigt hat, so sind die zwischenein erfolgenden Anziehbewegungen der Beine viel kräftiger und lebhafter, weil bei diesem Thier ausser den Rückenmarkscentren auch noch die Centren des Gehirns, namentlich das Centrum der Fortbewegung, heftig erregt werden. Das gefesselte Thier empfängt zwischen den Wischbewegungen den Antrieb zu einem Sprunge und zieht aus diesem Grunde die Beine an.

Nach diesen vergleichenden Beobachtungen werden die Versuche mit den Thieren, welchen wir die Kniekehlen über hemmende Nägel legten, leicht verständlich. Man braucht sich nur vorzustellen, dass diese Thiere genau ebenso handeln, als wenn gar keine Hemmungen da wären, und Alles ist erklärt. Zuerst erfolgt die Reflexbewegung, vermöge deren die Beine nach hinten gestreckt und die Füsse aneinander gerieben werden. Zu einem Resultat kommt es nicht, weil die Nägel im Wege stehen. Dann tritt die zweite Reflexbewegung auf, das Anziehen der Beine. Damit werden diese frei von den Hemmungen, und nun wiederholt sich die erste Reflexbewegung mit sichtbarem Erfolg.

Ich halte er für überflüssig, mehr Beispiele anzuführen. Alle in dieser Richtung angestellten Versuche belehrten mich, dass nach störenden oder hemmenden Eingriffen das Spiel der Muskelcombinationen, welche die Abwehrbewegungen bilden, keine Abänderung erfährt, welche nicht aus maschinenartigen Einrichtungen erklärbar wäre.

Wenn ich vorhin gesagt habe, dass der hirnbesitzende Frosch in der Sphäre der Abwehrbewegungen ebenso wenig Seelenvermögen äussert, wie der hirnlose, so wird vielleicht Mancher es vorziehen, diesen Satz so zu formuliren: Der hirnlose äussert in dieser Sphäre ebenso viel Seelenvermögen wie der behirnte. Wer so spricht, wird sich immer

wieder berufen auf die ungemeine Verwickeltheit jener Bewegungserscheinungen. Ein Complex von maschinenartigen Reflexmechanismen könne das Alles unmöglich leisten, sondern nur eine Seele. Mir fällt da ein Wort ein, das, soviel ich mich erinnere, von Lotze herrührt. Wer einen solchen Schreck empfindet vor der Annahme einer Masse höchst feiner und verwickelter Reflexvorrichtungen im Rückenmark, geberdet sich gerade so, als wenn er in Gefahr käme, sich zu verpflichten, eine Maschine von gleicher Vollkommenheit zu bauen. Nein, das haben wir fürwahr nicht nöthig. Es genügt, dass wir uns einen solchen Apparat denken können, und das übersteigt durchaus nicht unser Fassungsvermögen.

So ist also das Endergebniss meiner Untersuchungen die Bestätigung des Satzes: Das Gehirn scheint das ausschliessliche Organ der Seele zu sein. Alle Bewegungen des hirnlosen Thieres lassen sich auf einfache reflectorische Vorgänge zurückführen.

Ich habe immer nur die Bewegungen der verstümmelten Thiere erörtert und die Frage ganz unberührt gelassen, ob solche Thiere noch Empfindungsvermögen haben. Grund zu dieser Unterlassung war die Ueberzeugung, welche ich mit Schiff*) theile, dass sich auf exacte Weise gar nicht beweisen lässt, ob ein Thier mit verstümmelten Nervencentren noch Empfindung hat. Unter Empfindung verstehe ich dabei immer nur bewusste Empfindung**). Wir sehen, dass Thiere ohne Grosshirn noch Bewegungen ausführen, die Seelenvermögen verrathen. Ob sie aber bewusste Empfindungen haben, können wir nicht mit Sicherheit feststellen, sondern müssen Jedem überlassen, in dieser Beziehung zu glauben, was er will. Ich für meine Person glaube nicht, dass ein Frosch ohne Grosshirn bewusste Empfindungen hat, weil ich, wie oben ausgeführt wurde, überhaupt mich nicht dazu verstehen kann, ihm

*) Schiff, Lehrbuch der Physiologie. S. 213.

**) Vgl. Volkmann in Wagner's Handwörterbuch. I. S. 573.

Bewusstsein zuzusprechen. Ob Thiere ohne Grosshirn noch Empfindung haben, dafür lässt sich also nichts Stichhaltiges anführen. Allerdings vermögen wir andererseits nicht mit Bestimmtheit zu beweisen, dass enthauptete Thiere keine Empfindung haben. Wir können aber auch ebenso wenig beweisen, dass es einem Baum nicht wehe thut, wenn die Axt ihn verwundet. Die Empfindung ist eben ein rein subjectiver Vorgang. Sie kann nur von dem wahrgenommen werden, der sie hat. Ein Anderer kann nur die Bewegungen sehen, welche durch Empfindungsvorgänge veranlasst werden. Wenn nun ein Thier unter Umständen, welche wohl geeignet scheinen, ihm heftige Pein zu bereiten, keine Bewegungen macht, obwohl es deren fähig ist, so kann man wenigstens sagen, es sei unwahrscheinlich, dass es Empfindung habe. Ein Versuch, den ich bereits vor längerer Zeit mitgetheilt habe*), scheint mir einen solchen Wahrscheinlichkeits-Beweis zu liefern dafür, dass der enthauptete Frosch kein Empfindungsvermögen besitzt. Ich wiederhole hier die damals gegebene Schilderung des Versuchs:

Von drei gleichzeitig gefangenen, gleich grossen und reizbaren Fröschen schneide ich zweien mit der glühenden Platinschlinge des galvanokaustischen Apparats die Köpfe ab. Dem dritten sonst unversehrten blende ich die Augen, um unnütze willkürliche Bewegungen desselben möglichst auszuschliessen. Darauf setze ich den zuletzt geköpften Frosch in ein weites blechernes Gefäss, dessen Boden mit mehreren Schichten Leinwand bekleidet ist, und bringe ihn sogleich in die hockende Stellung, welche enthirnte Frösche immer annehmen und dann nicht wieder von selbst verlassen. Das Gefäss fülle ich jetzt so weit mit Wasser, dass nur ein kleiner Theil des Thieres daraus hervorragt. Zu dem Enthaupteten setze ich dann den geblendeten Frosch, welcher sich alsbald ebenfalls in hockender Stellung niederlässt und regungslos verharrt. Den zweiten Geköpften behalte ich in der Nähe des Gefässes unter Augen. Jetzt fange ich an das Gefäss

*) Königsberger medicinische Jahrbücher. Bd. II. S. 218.

zu erhitzen, die steigende Temperatur des Wassers an einem in dasselbe eingesenkten Thermometer ablesend. Die Zimmertemperatur beträgt $17\frac{1}{2}^0$C. Bis das Wasser eine Temperatur von über 25^0 erreicht hat, bleiben beide Frösche im warmen Bade ruhig sitzen. An dem Geköpften sieht man ab und zu die bei Enthaupteten so häufigen Bewegungen der Schenkel: Er zieht vielleicht den einen Schenkel etwas mehr an oder legt einen Zeh zurecht, Bewegungen, wie sie der ausserhalb des Bades verweilende zweite Geköpfte auch zeigt, die also nicht von der steigenden Temperatur abhängen, und die übrigens bald aufhören. Hat das Wasser aber erst die Temperatur von 25^0 erlangt, so verändert sich die Scene. Dem behirnten Frosch beginnt es unbehaglich zu werden. Er verändert den Ort, steckt den Kopf weit zum Wasser hinaus, und fängt an, schneller zu athmen. Je höher die Temperatur steigt, desto ängstlicher werden seine Bewegungen. Verzweiflungsvoll schwimmt das gequälte Thier im Behälter umher, bald den Kopf weit hinausstreckend und immer geschwinder nach Kühlung jappend, bald auf den Grund des Gefässes tauchend, um dort der Pein zu entrinnen. Die Hitze nähert sich gegen 38^0. Das Thier macht verzweifelte Sprünge, um aus dem Behälter zu entkommen. Es klimmt an den glatten Wänden empor und muss in das heisse Wasser zurückgestossen werden. Die immer geschwinder auf- und niederfliegenden Athmungsmuskeln erlahmen, die Athmung setzt aus. Immer wilder werden die Schmerzensäusserungen, und endlich bei einer Temperatur von etwa 42^0 verendet das gequälte Thier unter tetanischen Krämpfen.

Mittlerweile sitzt der geköpfte Frosch starr und regungslos auf seinem Linnenteppich, unbekümmert um die wachsende Hitze des ihn vernichtenden Elements. Kein Glied rührt er, um dem schnellen Tode zu entrinnen, keine Schmerzensäusserung giebt sich kund. Die Rückenmarksseele schläft vielleicht, sie merkt nicht die Gefahr. Man muss sie erst wecken, damit sie derselben gewahr wird. Ich pinsele dem geköpften Thier ein wenig Essigsäure auf die Stelle der Rückenhaut, welche aus dem Wasser hervorragt.

Wohl gezielt, sicher und schnell führt er mit dem Hinterfuss die zweckmässige Bewegung des Fortwischens aus, und führt darauf wieder die Pfote sorgfältig an den früheren bequemen Ort zurück. Starr sitzt das Thier wieder da, soweit es nicht passiv durch die ungestümen Verzweiflungsacte des geblendeten Frosches bewegt wird. Letzterer stirbt unter tetanischen Krämpfen, der enthirnte sitzt nach wie vor starr da. Zur Prüfung, ob sein Rückenmark noch lebt, pinsele ich ihm ($42\frac{1}{2}^0$) wieder etwas Essigsäure auf. Man sieht ein leichtes Zucken des betreffenden Schenkels, als wenn die Wischbewegung begonnen werden sollte, aber weiter erfolgt nichts. Die Hitze steigt noch um einige Grad, und man sieht nach Reizung keine Spur einer Reflexbewegung mehr. Das Wasser beginnt stärker zu dampfen, und das Thermometer zeigt 50^0 und darüber. Da, es ist auf 56^0 gestiegen, hebt sich in stossweisen Rucken der Rücken des Thieres über die Wasserfläche. Der Bauch zieht sich zusammen, so dass das Thier nach vornüber gekrümmt wird. Ich hebe das Thier aus dem Wasser und finde eine Leiche hart und steif wie ein Brett. Der letzte Vorgang zeugte von der Wärmestarre der Muskeln. Ebenso hart und steif ist die Leiche des geblendeten Frosches geworden. Unter den lebhaftesten Schmerzensäusserungen ist der geblendete Frosch verendet; der Geköpfte ist, wenn wir von dem Säurewegwischen absehen, ohne weiter ein Lebenszeichen von sich zu geben, zur Leiche geworden. Inzwischen hat der zweite geköpfte Frosch abseits ruhig hockend gesessen. Der Versuch mit den beiden anderen hat nur etwa 10 Minuten gedauert. Dieses Thier ist noch äusserst reizbar. Ich lasse ihn in der Luft frei hängen. Er zieht die Schenkel an den Leib so oft und so lange, bis sie ermüdet herabsinken. Lasse ich seine Fussspitzen in das heisse Wasser tauchen, das die beiden anderen getödtet hat, so zieht das Thier sofort die Schenkel kraftvoll an den Leib. Ich werfe ihn in das 56^0 heisse Wasser, da verfällt er in heftige Krämpfe und wird vollends todt.

Neuerdings habe ich diesen Versuch in folgender Weise abgeändert: Statt des geblendeten Frosches setzte ich in den

Behälter einen solchen, welchem ich das Gehirn mit einem queren Schnitt dicht vor den Sehhügeln abgetrennt hatte. Zu ihm setzte ich einen geköpften Frosch, welchem ich die Hinterbeine in der oben geschilderten Weise verschränkt hatte. Beide Frösche blieben ganz regungslos sitzen, bis die Temperatur des Wassers 32½° erreicht hatte. Da machte der hirnbesitzende Frosch mit dem Kopf eine Bewegung nach oben und fing an schneller zu athmen. Bei 35° machte er mit dem Körper eine kleine Wendung und sprang dann plötzlich mit einem kräftigen Satz aus dem Behälter hinaus. In's Wasser zurückgebracht, machte er alsbald einen zweiten Sprung aus dem Gefäss. Ausserhalb desselben wiederholte er die Hüpfbewegungen nie, sondern verharrte nach dem einen Satz, mit welchem er das Bad verlassen hatte, in Ruhe. Nachdem er, immer wieder in's Bad zurückgebracht, im Ganzen sechs Sprünge gethan hatte, und das Wasser inzwischen allmälig eine Hitze von 42½° erlangt hatte, starb er unter tetanischen Krämpfen. Während dieser Scenen hatte der Geköpfte mit verschränkten Füssen ruhig dagesessen. Bei 37½° machte er die zuckenden Bewegungen, die so aussahen, als wenn er die verschränkten Füsse auseinander bringen wollte. Bald wieder beruhigt, blieb er regungslos sitzen. Um die Zeit, als der Behirnte in Krämpfe verfiel, begann bei dem Geköpften die Wärmestarre der Muskeln. Ohne dass die verschränkten Füsse sich lösten, wurden die Schenkel ganz allmälig etwas nach hinten gestreckt, und das ganze Thier dabei hart und steif.

Der enthirnte Frosch lässt sich langsam sieden, ohne auch nur die Beine auseinander zu legen. Es gehört wohl ein starker Glaube dazu, um anzunehmen, dass ein solches Thier noch bewusste Empfindungen hat. Wie viel besser stimmt das Ergebniss dieser Versuche zu unserer Ansicht, dass der enthirnte Frosch nichts ist als ein Complex von einfachen Reflexmechanismen!

Gedruckt bei Julius Sittenfeld in Berlin.

WELLCOME LIBRARY INSTITUTE

21

$45.00

In demselben Verlage ist erschienen und durch alle Buchhandlungen zu beziehen:

BAER, K. E. v., Welche Auffassung der lebenden Natur ist die richtige? Und wie ist diese Auffassung auf die Entomologie anzuwenden? Zur Eröffnung der russischen entomologischen Gesellschaft. gr. 8. 1862. 10 Sgr.

BIRNBAUM, Dr. K. Friedr. Jos., Untersuchungen über den Bau der Eihäute bei Säugethieren. Mit 3 Tafeln. 1863. gr. 8. 1 Thlr.

HEIDENHAIN, Dr. R , Physiologische Studien. Mit 3 lithographirten Tafeln gr. 8. 1856. 1 Thlr.

HERMANN, Dr. L , Grundriss der Physiologie des Menschen. Mit in den Text eingedruckten Holzschnitten gr. 8. Dritte Auflage. (Unter der Presse.)

— — Untersuchungen zur Physiologie der Muskeln und Nerven. 3 Hefte. 8. Mit 1 Tafel. 1867/1868. 2 Thlr. 9 Sgr.

HOPPE-SEYLER, Prof. Dr. F., Medicinisch-chemische Untersuchungen. Aus dem Laboratorium für angewandte Chemie zu Tübingen. Erstes Heft. Mit 3 lithogr. Tafeln. gr. 8. 1866 1 Thlr. 10 Sgr. Zweites Heft. gr. 8. 1867. 28 Sgr. Drittes Heft. gr. 8. 1868. 28 Sgr.

MEYER, Dr. A. B., Das Hemmungs-Nervensystem des Herzens. Kritisches und Experimentelles Eine vergleichend physiologische Studie. 8 1869. 20 Sgr.

PFLUEGER, Prof. Dr. E., Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus. Mit 5 Kupfertafeln. gr. 8. 1859. 3 Thlr. 25 Sgr.

— — Die sensorischen Functionen des Rückenmarks der Wirbelthiere nebst einer neuen Lehre über die Leitungsgesetze der Reflexionen. 1853. 1 Thlr.

— — Ueber das Hemmungs-Nervensystem für die peristaltischen Bewegungen der Gedärme. gr. 8. 1857. 16 Sgr.

— — Untersuchungen aus dem physiologischen Laboratorium zu Bonn. Mit 3 lithograph. Tafeln. gr. 8. 1865. 1 Thlr. 10 Sgr.

ROSENTHAL, Dr. J., Electricitätslehre für Mediciner. Zweite vermehrte Auflage. Mit 55 Holzschnitten. gr. 8. 1869. 1 Thlr. 15 Sgr.

— — Die Athembewegungen und ihre Beziehungen zum Nervus vagus. Mit 3 Tafeln. gr. 8. 1862. 2 Thlr. 10 Sgr.

SCHIFF, M. Maurice, Leçons sur la physiologie de la digestion, faites au Muséum d'histoire naturelle de Florence par le professeur Schiff, rédigées par le Dr. Emile Levier. gr. 8. Zwei Bände. 1868. 5 Thlr. 10 Sgr.

SETSCHENOW, Prof. Dr. J., Physiologische Studien über die Hemmungsmechanismen für die Reflexthätigkeit des Rückenmarkes im Gehirne des Frosches. gr. 8. 10 Sgr.

— — und R. PASCHUTIN, Neue Versuche am Hirn und Rückenmark des Frosches. 8. 1865. 15 Sgr.

VALENTIN, Dr. G. Prof., Die Einflüsse der Vaguslähmung auf die Lungen und die Hautausdünstung. Mit 3 Abbildungen. Lex. 8. 1857. 1 Thlr. 15 Sgr.

VIERORDT, Dr. K. Prof., Die Erscheinungen und Gesetze der Stromgeschwindigkeiten des Blutes. Mit Holzschnitten und 2 lithograph. Tafeln. Zweite mit einem Nachtrage vermehrte Ausgabe. Lex. 8. 1862. 1 Thlr. 15 Sgr.

Gedruckt bei Julius Sittenfeld in Berlin.